



This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

### **Usage guidelines**

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

- + *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.
- + *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.
- + *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.
- + *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

### **About Google Book Search**

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at <http://books.google.com/>



24503443634

LANE MEDICAL LIBRARY STAMFORD  
E455 .R17 5 STOR  
Studien über die Hirnrinde des Menschen

55  
17  
06  
5

2 1 1977



*Gift*



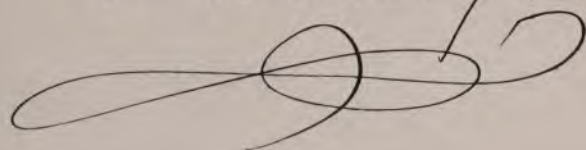
LANE MEDICAL LIB  
STANFORD UNIVERS  
MEDICAL CENTER  
STANFORD, CALIF. 94







J. Raum lajal



**STUDIEN**  
ÜBER DIE  
**HIRNRINDE DES MENSCHEN**

VON

**DR. S. RAMÓN Y CAJAL**

PROFESSOR DER HISTOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT MADRID.

AUS DEM SPANISCHEN ÜBERSETZT VON

**DR. JOHANNES BRESLER**

OBERARZT AN DER PROV.-HEIL- UND PFLEGE-ANSTALT ZU LUBLINITZ [SCHLES.]

---

5. HEFT:

**VERGLEICHENDE STRUKTURBESCHREIBUNG UND HISTOGENESIS DER  
HIRNRINDE.**  
**ANATOMISCH-PHYSIOLOGISCHE BETRACHTUNGEN ÜBER DAS GEHIRN.**  
**STRUKTUR DER NERVENZELLEN DES GEHIRNS.**  
**SACH- UND NAMENREGISTER ZU HEFT 1-5.**

---

MIT 47 ABBILDUNGEN UND DEM BILDNIS DES VERFASSERS.



LEIPZIG

VERLAG VON JOHANN AMBROSIVS BARTH

1906.



Alle Rechte vorbehalten.

Druck von C. Grumbach in Leipzig.

# Inhalt.

	Seite
I. Vergleichende Strukturbeschreibung der Hirnrinde . . . . .	1
Rinde der kleineren Säugetiere . . . . .	2
Rinde der Vögel. . . . .	9
Rinde der Reptilien . . . . .	15
Rinde der Batrachier . . . . .	23
Rinde der Fische . . . . .	26
II. Histogenesis der Hirnrinde . . . . .	28
Primäre Phasen bei den Nagetieren . . . . .	28
Histogenetische Phasen in der Rinde des menschlichen Fötus . . . . .	29
Morphologische Differenzierung der Nervenzellen . . . . .	31
Neuroblastenphase . . . . .	31
Auftreten der basilaren Dendriten . . . . .	33
Auftreten der Nervenkollateralen . . . . .	33
Bildung zentripetaler Nervenfasern . . . . .	34
Strukturelle Differenzierung . . . . .	34
Entwicklung der Zellen mit kurzem Axenzylinder . . . . .	37
Parallelismus der phylogenetischen und ontogenetischen Entwicklung . . . . .	39
III. Anatomisch-physiologische Betrachtungen über das Gehirn . . . . .	41
Flechsigs Theorie . . . . .	42
Monakows Theorie . . . . .	47
Verfassers Theorie . . . . .	49
Primäre und sekundäre Merkzentren . . . . .	52
Notwendigkeit des Corpus callosum . . . . .	55
Unterschiede der perzeptiven und der Merkzentren . . . . .	57
Assoziative sensorisch-kommemorative und interkommemorative Bahnen . . . . .	59
Grundriss der Organisation des Gehirns . . . . .	62
Physiologische Postulate . . . . .	63
Einheit der räumlichen und akustischen Empfindung . . . . .	64
Konzentrische Symmetrie . . . . .	66
Ersparnis an Raum und Protoplasma . . . . .	67
Histologische Hypothesen über den Mechanismus des Schlafs, der Assoziation, der Ermüdung, des Gedächtnisses, des Vergessens, der funktionellen Anpassung, der Kompensation usw. . . . .	67
Duvals Hypothese . . . . .	68

	Seite
Tanzis Hypothese über die Übungshypertrophie der Nervenbahnen . . .	74
Lokalisation des intellektuellen und emotiven Doppelprozesses nach Lugaro	75
Verfassers Theorie der Entwicklung der interneuronalen Verbindungen .	76
IV. Die Struktur der Nervenzellen des Gehirns . . . . .	80
Zellmembran . . . . .	80
Perzelluläres Netz von Golgi . . . . .	82
Der Kern . . . . .	86
Accessorische Körper . . . . .	88
Das Protoplasma . . . . .	89
Golgi-Holmgrensche Kanäle . . . . .	92
Pigment . . . . .	95
Neuroplasma . . . . .	95
Neurofibrillen . . . . .	97
Vergleich der Nisslpräparate mit den Neurofibrillenpräparaten . . . .	114
Physiologische Bedeutung der Neurofibrillen . . . . .	117
Physiologische und pathologische Veränderungen der Neurofibrillen . .	125
Schlussätze über die Neurofibrillen . . . . .	132
Literaturverzeichnis . . . . .	135
Sach- und Namenregister zu Heft 1—5 . . . . .	143

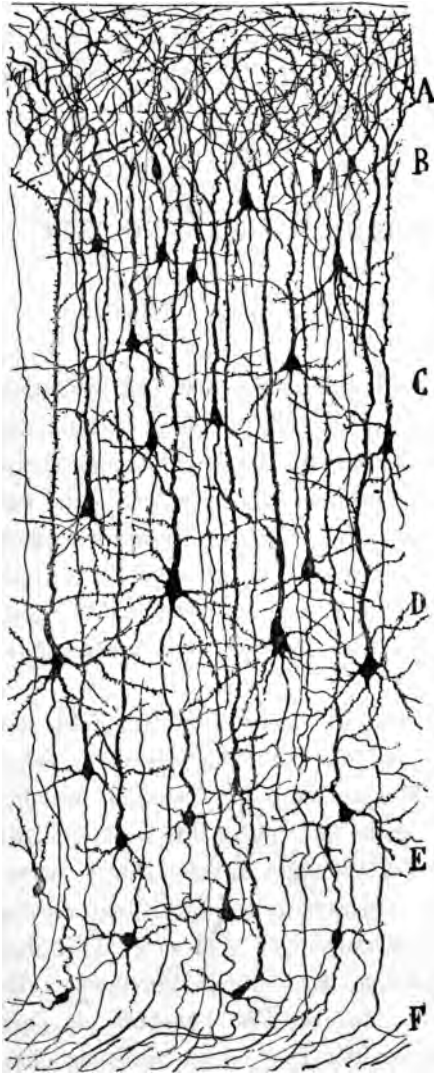
## I. VERGLEICHENDE STRUKTURBESCHREIBUNG DER HIRNRINDE.

Rinde der kleinen Säugetiere. — Rinde der Vögel, Reptilien  
und Batrachier.

Beim Menschen und den gyrencephalen Säugetieren waltet bezüglich der Architektur der Rindenschichten im wesentlichen Übereinstimmung. Die Abstufung oder die anatomische Vereinfachung beginnt hauptsächlich bei den Nagetieren (Ratte, Meerschweinchen, Kaninchen), tritt bei den niederen Säugetieren deutlich hervor und ist am ausgesprochensten bei den Vögeln, Reptilien und Batrachiern. Von den beiden letzten Klassen von Wirbeltieren kann man, wie Edinger gezeigt hat, sagen, dass fast die ganze Rinde eine Serie von Perceptions- und Associationszentren des Geruchs darstellt.

Die strukturelle Vereinfachung betrifft nicht nur die Zahl der differenzierten Zentren und Regionen und die der Schichten einer jeden Sphäre, sondern ganz besonders die Morphologie der Neurone, welche, je weiter abwärts in der Tierreihe, nach und nach ihre Unterschiede einbüßen, Fortsätze verlieren und die Verbindungen mit den Nervenfasern, aus welchen sie Ströme empfangen, einschränken. Zwei anatomische Merkmale gibt es indess, welche immer vorhanden sind und damit ihre grosse phylogenetische und dynamische Bedeutung bezeugen: die radiäre Richtung der Neurone, deren äusserer Pol konstant ein peripheres Büschel aussendet, und — unter der Pia — die Existenz einer plexiformen Schicht, in der die Büschel der Pyramiden und die zuführenden Nervenfasern zusammentreten. Im Hinblick auf diese Persistenz der Richtung und Gestalt der Gehirnpyramide bei allen Wirbeltieren sowie auf die hohe Hierarchie ihrer Tätigkeit habe ich<sup>1)</sup> gewagt,

Fig. 1.



Rinde der 20tägigen Maus.

A, plexiforme Schicht; B, kleine, C, mittelgrosse, D, grosse Pyramiden; E, eiförmige und polymorphe Zellen; F, weisse Substanz.

sie als psychische Zelle zu bezeichnen, womit ich aber von dieser wichtigen physiologischen Aufgabe nicht die monopolaren Ganglienzellen der Wirbellosen ausschliessen wollte, da die Form nicht mehr als einen der Zustände, und vielleicht den weniger wichtigen, der physiologischen Rangordnung darstellt. Alles drängt zu der Annahme, dass die höhere Funktion (Gedächtnis, Vorstellung, Assoziation, Bewusstsein etc.) sowohl von der Textur und der chemischen Zusammensetzung des Protoplasmas, als von der Qualität des zu ihm gelangenden Reizes abhängt. Die Form kann man betrachten als den Kanal für die Nerventätigkeit und unter diesem Gesichtspunkte hätte die Mehrheit der Zellfortsätze den Zweck die Assoziation zu vervielfältigen und den Nervenfunktionen Solidarität und Kontinuität zu verleihen.

Rinde der kleinen Säugetiere. — Wir bemerkten schon, dass bei den Nagetieren und besonders bei der Maus die Rinde eine erhebliche Vereinfachung erfährt. Die Dicke der grauen Substanz nimmt in der Tat beträchtlich ab; die Zellen werden kleiner, die Zahl der

Schichten verringert sich auf fünf infolge Fehlens einer Körnerschicht und dadurch, dass die grossen Pyramiden eine einfache Formation bilden.

Aus Figur 1 sind die fünf Schichten der Gehirnrinde der Maus (und zugleich des Kaninchens) ersichtlich: 1. die plexiforme Schicht; 2. die Schicht der kleinen Pyramiden; 3. die Schicht der mittelgrossen Pyramiden; 4. die Schicht der grossen Pyramiden; 5. die Schicht der eiförmigen und polymorphen Zellen.

**Plexiforme Schicht.**  
Sie besteht aus den schon früher beschriebenen Elementen und enthält auch solche mit kurzem Axenzylinder und horizontale Zellen, wenn auch weniger zahlreich als bei den gyrencephalen Tieren. In Figur 2 A, B, C finden sich einige horizontale Zellen des Ge-

Fig. 2.



Zellen der plexiformen Schicht eines wenige Tage alten Kaninchens. Golgi-Methode (doppeltes Verfahren). A, B, C, grosse Horizontal- oder Spezialzellen (Cajalsche Zellen nach Betzins). (An den Zellen A und B sind alle mit c bezeichneten Fortsätze dünn und scheinen Axenzylinder zu sein; jedoch darf wahrscheinlich nur eine der feinen polaren Fibrillen als funktioneller Fortsatz gelten; D, Zelle mit kurzem, mehr oder weniger horizontalem Axenzylinder, nach der plexiformen Schicht zu in eine ausgedehnte Verzweigung aufgelöst.

hirns eines wenige Tage alten Kaninchens. Man sieht ihre Spindel- oder dreieckige Gestalt, die enorme Länge der polaren Fortsätze, deren einer der Axenzylinder ist und die grosse Zahl aufsteigender, im rechten Winkel aus diesen Fortsätzen entspringender Äste. Im allgemeinen ist die Verzweigung viel spärlicher als beim Menschen. Als Zelltypus mit kurzem Axenzylinder habe ich auch eine Zelle mit horizontalem Axenzylinder dargestellt, der ebenfalls dem Kaninchengehirn entnommen ist (Fig. 2, D).

**Schicht der kleinen und mittelgrossen Pyramiden.** — Im Verhältnis zum Menschen und den gyrencephalen Säugetieren fällt der relativ bedeutende Umfang des Körpers der kleinen Pyramiden, die Stärke der Dendriten und vor allem die geringe Zahl von Zellen mit kurzem Axenzylinder auf. Nur beim Kaninchen gelang es mir einige zu färben, bei der Maus habe ich keine gesehen. Ebensowenig bin ich den neurogliformen und doppelt gebüschelten Zellen bei der Maus und Ratte begegnet.

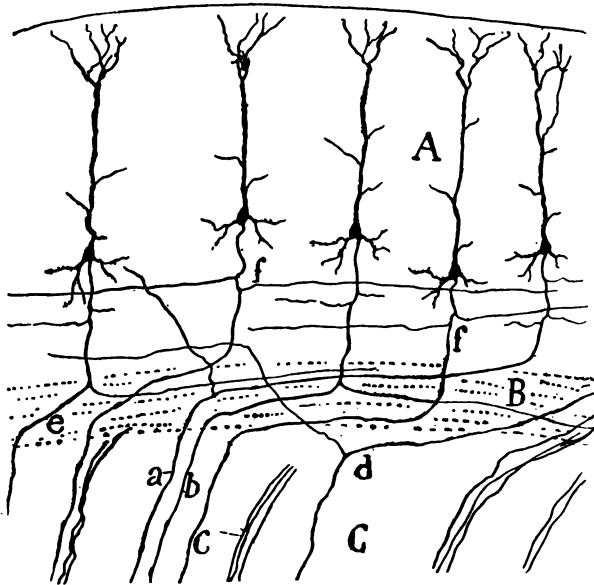
**Schicht der grossen Pyramiden.** — Diese Zellen erwecken die Aufmerksamkeit durch die Verlängerung ihres Zelleibes, der nicht so ausgesprochen pyramidal oder konisch ist wie derjenige der Pyramiden der gyrencephalen Tiere, durch die Dicke und das stachelige Aussehen der radiären Dendrite, die sich bequem bis zur ersten Schicht verfolgen lässt, und namentlich durch das Verhalten des Axenzylinders. Derselbe sendet, an der weissen Substanz angelangt und vor dem Eintritt in das Corpus striatum, häufig (nicht immer) eine Kollaterale, zuweilen einen Bifurkationsast assoziativen Charakters aus.

Dieser assoziative Ast bietet viele Variationen bezüglich Ursprungs und Richtung, wie in Fig. 3 *d* ersichtlich. Manchmal geht er aus jenem Knie hervor, welches der Projektionsaxenzylinder beim Herantritt an die weisse Substanz bildet (*b*, *e*), verläuft eine gewisse Strecke horizontal und begibt sich schliesslich aufsteigend in entfernte Gebiete der gleichseitigen Rinde; andere Male entspringt er aus dem zweiten Knie, d. h. demjenigen, welches der Axenzylinder beim Eintritt in das Corpus striatum bildet, kehrt in die weisse Substanz zurück und verliert sich in mehr inneren Rindengebieten; andere Male wiederum versenkt sich der genannte aus dem ersten Knie entsprungene Ast an-

scheinend in die Schicht der Balkenfasern und verläuft mit ihnen nach der Mittellinie.

Alle jene assoziativen Äste sind von mir schon in meinen ersten Arbeiten über diesen Gegenstand gesehen worden<sup>2)</sup>; jedoch glaubte ich damals, dass die Mehrzahl der dünnen auf solche Weise entstandenen Fasern der weissen Substanz Kommissuralbahnen darstellen, und nahm

Fig. 3.



Stück eines Querschnitts durch die Rinde einer 15tägigen Maus.

A, Rinde; B, weisse Substanz; C, Corpus striatum; a, b, e, Projektionsaxenzylinder mit langem assoziativem Ast; c, Axenzylinder ohne diesen Ast; d, Projektionsaxenzylinder, bei welchem der assoziative Ast an der Grenze des Corpus striatum entspringt; f, sehr lange Kollateralen von Axenzylindern aus Riesenpyramiden.

überdies der landläufigen Meinung folgend die Existenz einer grossen Zahl von Pyramidenaxenzylindern an, welche ausschliesslich zur Bildung homolateraler Assoziationsfasern bestimmt sein sollten.

Die neuesten, bei der Rinde des Kaninchens, der Ratte und besonders der sieben- bis zwanzigtägigen Maus angestellten Untersuchungen haben mich jedoch von der wichtigen Tatsache überzeugt, dass die



grosse Mehrzahl (vielleicht die Gesamtheit) der homolateralen Assoziationsfasern (von vorn nach hinten ziehende, querverlaufende etc.), welche aus den Sinneszentren der Rinde bei den Nagetieren hervorgehen, nicht direkte Bahnen darstellen, sondern Kollateralen oder Bifurkationsäste aus Projektions-Axenzylindern. Wenigstens ist dies das gewöhnliche Verhalten der Assoziationsfasern in der motorischen, optischen, Zwischenhemisphären- und sphenoidalen Riechrinde etc. In der vorausgehenden Studie über die Riechrinde habe ich viele Beispiele dieser interessanten Anordnung erwähnt.

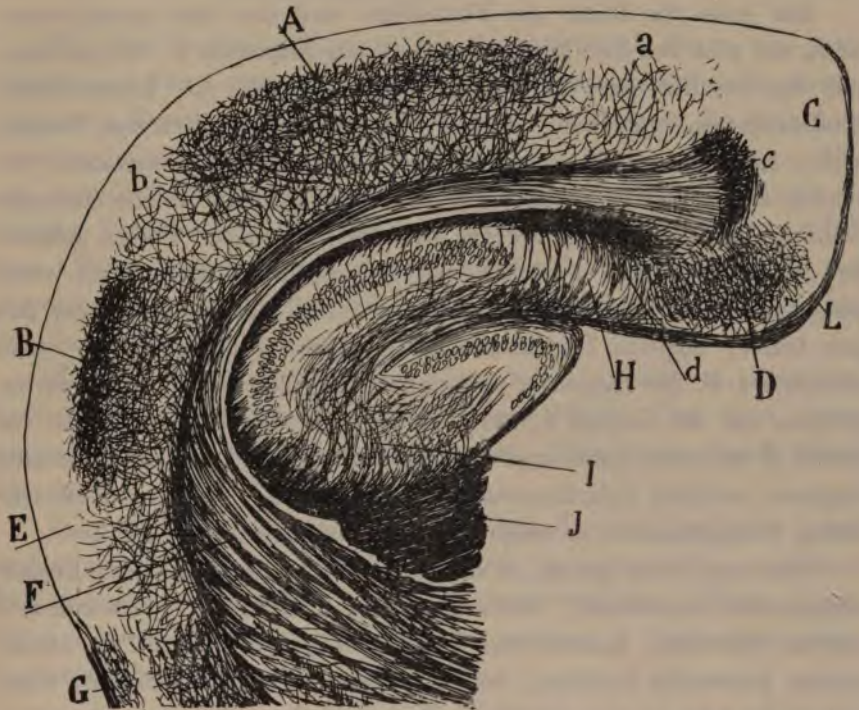
Sollte sich die letztere bei den gyrencephalen Säugetieren bestätigen, so wäre ihre Entdeckung von grosser Tragweite, denn sie würde uns gestatten, den Verlauf der Impulse von dem Sinnesorgan bis zu den Zentren der Erinnerungsbilder genau schematisch darzustellen. So würde jeder durch die sensorischen Fasern herangeleitete Reiz gleichzeitig durch die motorische oder Projektionsbahn und durch die erwähnte assoziative Kollaterale abfliessen, welche letztere zu der entsprechenden Assoziationssphäre den für die Erzeugung des latenten Erinnerungsbildes und vielleicht sogar der Erinnerung des stattgehabten Reizes bestimmten Rest des Sinneseindrucks leiten könnte.

**Schicht der eiförmigen und polymorphen Zellen.** — Sie besteht aus eiförmigen, dreieckigen, spindelförmigen oder pyramidalen Zellen mit langem Axenzylinder; dieselben haben eine lange bis in die erste Schicht reichende Dendrite, kleine, variköse Basaläste (Fig. 1, *E*) und einen gewundenen, leicht bis zur weissen Substanz zu verfolgenden Axenzylinder. Unter diesen Elementen gibt es einige, welche sich wegen ihrer starken, bogenförmigen, rückläufigen Kollateralen mit den Körnern der gyrencephalen Tiere vergleichen lassen, sowie nicht wenige kugelförmige Zellen ohne Radiärschaft, mit einem aufsteigenden Axenzylinder, der sich in die plexiforme Schicht begibt. Zellen mit kurzem Axenzylinder, der sich in geringer Entfernung verzweigt, finden sich ebenfalls, jedoch in kleiner Zahl.

**Weisse Substanz.** — Sie setzt sich zusammen aus den schon beschriebenen ableitenden projektiven und assoziativen Fasern, aus den ebenfalls in früheren Kapiteln erwähnten Balkenfasern und aus dicken

zuführenden oder sensorischen Bahnen. In der Figur 4, *A, B* (Querschnitt aus der Rinde der Maus), sind an verschiedenen Stellen diese letzten Bahnen sichtbar; sie bilden, wie früher bereits auseinandergesetzt, sehr dichte Endgeflechte, die besonders in der Schicht der

Fig. 4.



Etwas schräger Frontalschnitt durch das Gehirn einer wenige Tage alten Maus. Der Schnitt verläuft hinter dem Corpus callosum.

*A*, Nervenplexus von optischen Fasern; *B*, akustischer Nervenplexus; *C*, innerer Teil der Hemisphären, frei von sensorischen Fasergeflechten; *D*, Plexus des Präsubikulums; *E*, Zone ohne sensorische Geflechte; *F*, Corpus striatum; *G*, Riechgegend; *H*, Subikulum; *I*, Fimbria.

mittelgrossen und grossen Pyramiden konzentriert sind. Die Kürze der Bahnen liess mich häufig den Schaft, aus dem sie stammen, bis zum Corpus striatum verfolgen und beobachten, dass sie sich in der weissen Substanz zu spalten pflegen und, zufolge des Divergierens der Hauptäste, sehr ausgedehnte Endverzweigungen bilden.

**Assoziationsgebiete in der Rinde der kleinen Säugetiere.** — Die Behauptung von der funktionellen Dualität der Rinde ist von Flechsig für den Menschen und die Primaten aufgestellt worden. Bei den Carnivoren jedoch und den Einhufern dürften sich die Assoziationszentren noch sehr wenig entwickelt finden, und bei den Nagetieren und den übrigen Vertebraten gänzlich fehlen.

Ich habe die Rinde des Kaninchens und der Maus genau untersucht, um mich von dem Mangel der Assoziationsphasen zu vergewissern, und das Resultat war die Beobachtung, dass auch bei diesen Tieren Rindenregionen existieren, die frei von direkten sensorischen Bahnen, jedoch anscheinend mittelst assoziativer Äste mit Projektionszentren verbunden sind. In Figur 4 sind die Zentren dargestellt, welche Geflechte besitzen, die von aus dem Corpus striatum kommenden Fasern gebildet sind; man sieht, dass zwischen den sensorischen Gebieten sich wenig ausgedehnte Stellen befinden, an denen solche Bahnen ganz oder fast ganz fehlen, obgleich Projektionsfasern niemals vermisst werden. Man betrachte z. B. die Region *a*, nach innen und oberhalb vom Sehzentrum gelegen, und die Gegend *b*, zwischen der Seh- und Hörsphäre, und das Gebiet *E* zwischen dieser und der Riechsphäre. Diese eingeschalteten Regionen scheinen Bifurkationsäste und Kollateralen von in den benachbarten Perzeptionszentren entsprungenen Axenzylindern zu erhalten.

Darf man diese grauen Schaltstellen als Assoziations- oder Erinnerungszentren bezeichnen? Jedenfalls, wenn die Existenz von kommemo-rativen, optischen, motorischen, akustischen etc., von den Perzeptionszentren getrennten Bezirken, bei den Nagetieren wahrscheinlich, wenn auch nicht erwiesen ist, so kann die assoziative oder kommemo-rative Bedeutung (im Sinne der Flechsigschen Theorie) bei einem speziellen Zentrum nicht bestritten werden, nämlich bei dem Ammonshorn und vielleicht auch bei der Zwischenhemisphärenrinde, — Regionen, welche keine direkten sensorischen Fasern empfangen, jedoch Assoziationsbahnen, die aus sensorischen oder perzeptiven Sphären (Projektionszentren Flechsigs) kommen.

---

## GEHIRNRINDE DER VÖGEL.

Für das Gehirn der Vögel ist charakteristisch die enorme Ausdehnung des Corpus striatum, das Fehlen des Ammonsorns oder wenigstens eines Gebiets grauer Substanz, das diesem Zentrum der Säugetiere homolog gelten könnte, und der Mangel des Corpus callosum. Was die eigentliche Rinde anlangt, so ist sie kaum mehr differenziert als bei den Reptilien und Batrachiern. Sie erscheint dorsal und seitlich dem Corpus striatum oder Grundganglion aufgelagert, ausser an der inneren Hemisphärenfläche, wo sie eine Verlängerung des Ventrikels von dem genannten Ganglion trennt.

Nur an diesem begrenzten Rindengebiet, das man als Zwischenhemisphären- oder Spaltrinde bezeichnen könnte, hat eine etwas genaue Strukturuntersuchung stattgefunden, deren kurze Beschreibung hier folgt:

Sala y Pons<sup>3)</sup>, der das Vogelhirn mit der Golgimethode untersuchte, unterscheidet auf dem senkrechten Querschnitt der erwähnten Region nachstehende Schichten: 1. plexiforme Schicht; 2. kleine Sternzellen; 3. grosse Stern- und Pyramidenzellen; 4. tiefe Sternzellen; 5. Epithelialschicht.

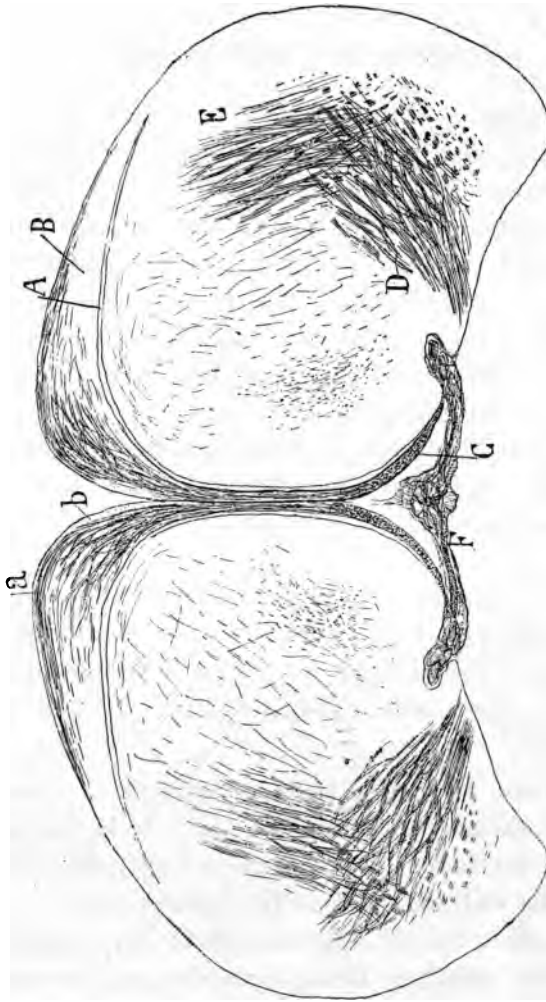
1. Molekulare oder plexiforme Schicht. — Sie stellt die gleichnamige Schicht des Säugetiergehirns dar. In ihr verzweigen sich die Endendriten der Zellen mit langem Axenzylinder der darunterliegenden Schichten und nicht wenige Nervenendfasern.

Die aufsteigenden, in der Molekularschicht verzweigten Dendriten stammen nicht aus radiären Protoplasmaschäften, sondern kommen direkt aus dem Körper der Sternzellen.

Die Nervenfasern, in der Mehrzahl tangential, stellen bald Endäste von Zellen mit aufsteigendem Axenzylinder bald Kollateralen aus aufsteigenden Markfasern dar, welche letzteren, wie wir bald sehen werden,

sich in die Projektionsbahn fortsetzen, bald endlich oberflächliche Nerven-  
 ästchen von Zellen mit kurzem Axenylinder. Ausserdem aber besitzt  
 die erste Schicht eine grosse Menge von parallelen Markfasern oder

Fig. 5.



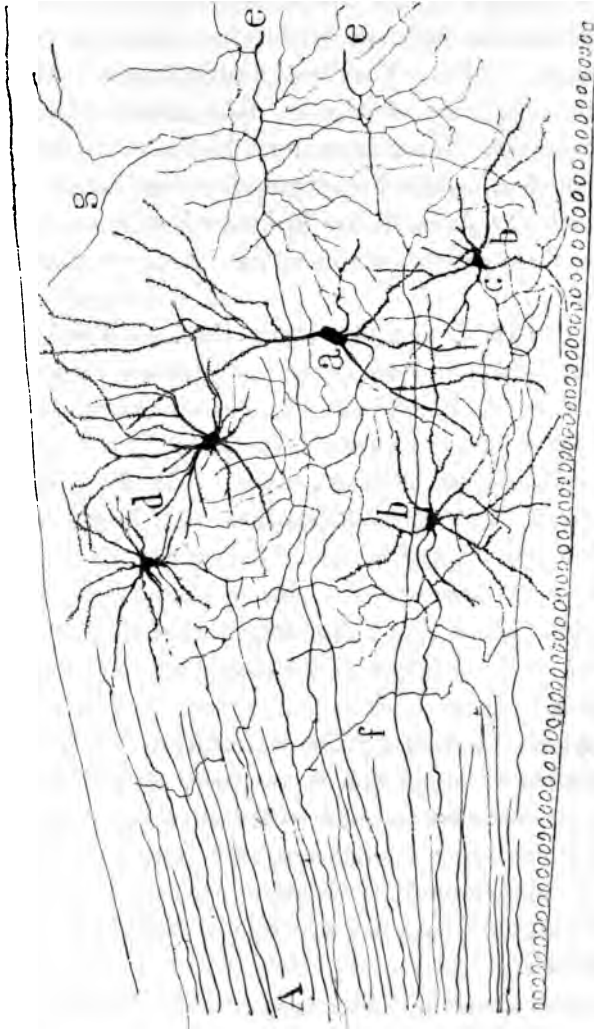
Frontalschnitt durch den mittleren Teil des Gehirns eines ausgewachsenen Huhns. Markfärbung nach Weigert-Pal.  
 A, Ventrikel; B, supraventrikuläre Rinde; C, Bündel weisser Substanz (Fasciculus septo-mesencephalicus); D, absteigende  
 Bündel (Fasciculus inferior des Gehirns); E, obere absteigende Bündel; a, Markfasern; b, Molekularschicht.  
 (Aus Cl. Sals.)

Durchgangsfasern, welche aus Pyramidenzellen hervorgehen und alle  
 Rindenschichten, einschliesslich der plexiformen, durchlaufen.

Die erste Schicht birgt auch dicke, spindelförmige Spezialzellen,

homolog den Horizontalzellen der Rinde der Säugetiere und einige Zellen mit kurzem Axenzylinder.

Fig. 6.



Frontalschnitt durch ein Stück Hirnrinde des neugeborenen Huhns. Der untere Teil ist der linksseitige. a, Pyramide; b, tiefe Sternzellen; d, oberflächliche Sternzellen; e, Axenzylinder von Pyramiden, bestimmt für den Fasciculus septo-mesencephalicus; A, Ursprung dieses Strangs.

2. Schicht der kleinen Sternzellen. — Es handelt sich um sternförmige, selten spindelförmige Zellen mit zahlreichen, dichotomisch gespaltenen und nach allen Richtungen ausstrahlenden Dendriten. Die

aufsteigenden, zwei, drei oder mehr, erreichen die plexiforme Schicht; die absteigenden können bis unter die dritte Schicht gelangen (Fig. 6, *d*). Der Axenzylinder setzt sich nach einem variablen absteigenden Verlauf in eine Projektionsfaser fort und tritt in die absteigenden Bündel weisser Substanz ein, welche das sagittale Bündel, den Fasciculus septo-mesencephalicus Edingers, bilden. Vor dem Eintritt in eines dieser Bündel gibt er drei, vier oder mehr, bald auf-, bald absteigende Kollateralen ab, welche mittelst ihrer Verzweigungen ein in der oberflächlichen Hälfte der Rinde befindliches, dichtes Nervengeflecht bilden helfen. Bei einigen Zellen scheint sich der Axenzylinder in kurzer Entfernung in eine freie, weitausgedehnte Verzweigung aufzulösen wie bei den sogenannten sensitiven Zellen Golgi's.

3. Grosse Pyramiden- und Sternzellen. — Diese Schicht enthält die grössten und mit den längsten Fortsätzen versehenen Zellen der Rinde. Ihre Form ist, wie aus Fig. 6 *a* ersichtlich, sehr variabel; es gibt Zellen von vollständig pyramidaler Gestalt, welche an die Pyramiden des Säugetiergehirns erinnern, da sie wie diese einen starken aufsteigenden Schaft und einen dreieckigen mit langen absteigenden Fortsätzen versehenen Körper besitzen; jedoch ist die mehr weniger vertikal verlängerte Sternform die gewöhnlichere. In jedem Falle zeichnen sich diese Zellen durch ihre langen Fortsätze aus, von denen die absteigenden nach mehrfacher dichotomischer Teilung sich zum Epithel erstrecken können.

Der Axenzylinder verhält sich im wesentlichen wie bei den Zellen der zweiten Schicht; er begibt sich in die Tiefe, sendet unterwegs zwei, drei oder mehr Kollateralen aus und tritt nach einer Umbiegung in die Bündel des schon erwähnten sagittalen Stranges ein. Zuweilen zieht eine an der Biegung entspringende Kollaterale nach aussen, d. h. in der Richtung der seitlicheren Regionen der Rinde. Vielleicht stellt sie eine Assoziationsfaser dar.

4. Tiefe Sternzellen. (Fig. 6, *b*). — Sie besteht aus kleinen oder mittelgrossen Sternzellen, welche sich mit Rücksicht auf ihren Axenzylinder in drei Spezies teilen lassen: a) Zellen mit Projektionsaxenzylinder, der in den Fasciculus septo-mesencephalicus eintritt; b) Zellen mit kurzem Axenzylinder, der sich in eine weite Nervenver-

zweigung auflöst; und c) kleine Zellen mit einem in eine feine, dichte Verzweigung sich auflösenden Axenzylinder.

5. Epithelialzone. — Bei den jungen Vögeln besteht, wie bei den Säugetieren, das Epithel aus verlängerten Radiärzellen, welche vom Ventrikel zu der Hirnoberfläche ziehen. Diese Anordnung ist jedoch embryonär und beim heranwachsenden Vogel wie Säugetier atrophiert der periphere Epithelüberzug. Ausser diesen Zellen sieht man noch über die graue Substanz verstreut sternförmige Neurogliazellen, welche durchaus an diejenigen der plexiformen Schicht der Säugetiere erinnern, und ebenso gewisse längliche, auf der Auswanderung begriffene Zellen, welche die Übergangsphasen zwischen den Ependymzellen und den späteren Neurogliazellen darstellen.

**Aus der Rinde stammende Bahnen.** — Die aus den äusseren und unteren seitlichen Partien der Rinde hervorgehenden Axenzylinder gelangen, wie Edinger<sup>4)</sup> beobachtet hat, in das Corpus striatum; das weitere Verhalten ist unbekannt. Die aus der schon beschriebenen Zwischenhemisphärenrinde hervorgehenden vereinigen sich zu einem sagittalen, von vorn nach hinten und von oben nach unten gerichteten Strang, welcher das intermediäre Gehirn erreicht, wo er sich nach Edinger nach aussen wendet, um in einem besonderen Thalamusganglion und wahrscheinlich auch in der Rinde des Lobulus opticus zu enden (Fig. 5, C).

Die Bedeutung dieses vor einiger Zeit von Bumm gefundenen und von allen Autoren bestätigten Tractus sagittalis ist unbekannt. Edinger, Wallenberg und Holmes<sup>5)</sup>, welche sich besonders eingehend dem Studium des Vogelhirns gewidmet haben, vermögen uns nicht zu sagen, welcher Bahn bei den Säugetieren der Tractus septo-mesencephalicus entsprechen könnte, noch wagen sie ihn mit dem Fornix zu vergleichen, mit welchem er auf den ersten Blick manches gemeinsam hat. Zu dieser Vorsicht zwingen einerseits das Fehlen des Ammonshorns bei den Vögeln, anderseits der Mangel an Verbindungen des genannten Septums mit dem Corpus mammillare. Wahrscheinlicher dünkt mir (obgleich diese Homologie ebensowenig sicher ist), dass der genannte Traktus den projektiven Teil des Cingulum der Säugetiere oder vielleicht den Fornix longus Forel's darstellt, eine Bahn, welche, wie ich schon angegeben, nichts



anderes ist, als die Vereinigung der Projektionsaxenzylinder des unteren Teils der Zwischenhemisphärenrinde.

Ein Corpus callosum existiert bei den Vögeln nicht. Es gibt jedoch zwei Kommissuralbündel, die wahrscheinlich zum System der vorderen Kommissur gehören. Eins derselben, die *Commissura pallii*, von Meckel entdeckt, von Bumm, Osborn, Münzer und Wiener beobachtet, und von Edinger gut beschrieben, entspringt aus der Rinde des hinteren Gehirnteils und scheint bestimmt, die occipitalen Partien zu verbinden; das andere, stärkere, kommt aus dem Corpus striatum, aus einem speziellen, voluminösen Herd (*epistriatum* oder *ganglion rotundum*); man sieht es bei allen niederen Wirbeltieren. Von Herrick wurde es für ein Rudiment des Ammonshorns gehalten.

Nach Edinger bildet das *Epistriatum* mit drei anderen sehr ausgedehnten grauen Herden, nämlich dem *Hyperstriatum*, *Mesostriatum* und *Ectostriatum*, das komplizierte System des Grund- oder Basalganglions der Vögel, bei denen diese Formation eine im Vergleich zu den übrigen Gehirngebieten wahrhaft kolossale Entwicklung erreicht. Indess könnte es wohl sein, dass nicht alle diese Ganglien dem System des Corpus striatum angehören; das *Ganglion rotundum* oder *Epistriatum*, aus dem ein gut Teil von Fasern für die vordere Kommissur hervorgeht, wäre vielleicht homolog dem Ammonshorn oder der assoziativen Riechgend (obere Riechrinde der Säugetiere). Wenn sich diese Homologie bestätigen sollte, so könnte die genannte Kommissur, wie es Herrick getan hat, mit dem ventralen Psalterium der Säugetiere oder des *Commissura interammonica* verglichen werden. Jedenfalls ist nicht zu vergessen, dass bei den Säugetieren das Corpus striatum kein Kommissuralsystem besitzt.

Die übrigen Rindengebenden, vom histologischen Gesichtspunkte noch nicht erforscht, senden ihre Faserbündel zum Corpus striatum, woselbst sie sich vereinigen und mit den *Traktus striothalamicis* und anderen *strio-sagittalen*, von Edinger bei allen Wirbeltieren entdeckten Bahnen verbinden.

---

## RINDE DER REPTILIEN.

Nach Edinger erinnert die Rinde der Reptilien schon stark an die der Säugetiere, obgleich ihr Bau, wie zu erwarten, beträchtlich vereinfacht ist. Diese Ähnlichkeit, welche sich, wie die Untersuchungen meines Bruders unzweifelhaft dargetan haben, bis auf die feinen Details der Textur erstreckt, verleiht dem Studium des Gehirns der Reptilien eine hervorragende Bedeutung für die Aufklärung des Grundplans des Seelenorgans bei den höheren Wirbeltieren.

Zwar ist die Untersuchung hierüber noch keineswegs beendet, aber wir besitzen einige wertvolle Arbeiten über dieses Thema, unter welchen als die hauptsächlichsten und eingehendsten die von Edinger<sup>6)</sup> und von meinem Bruder<sup>7)</sup> genannt seien. Ich selbst<sup>8)</sup>, Neumayer<sup>9)</sup> Meyer<sup>10)</sup>, Botazzi und vor allem die älteren Anatomen wie Stieda<sup>11)</sup> und Rabl-Rückhardt<sup>12)</sup> haben ebenfalls nicht wenig zur Förderung des Gegenstands beitragen.

Die Hirnrinde der Reptilien umfasst verschiedene Gebiete: das obere-innere (cortex medio-dorsalis); das seitlich-dorsale; das untere oder basale und das innere oder septale. Es liegt nicht in meiner Absicht, dieselben genauer zu beschreiben, sondern ich will nur die Hauptbestandteile eines derselben, des oberen-inneren, kurz und übersichtlich darstellen.

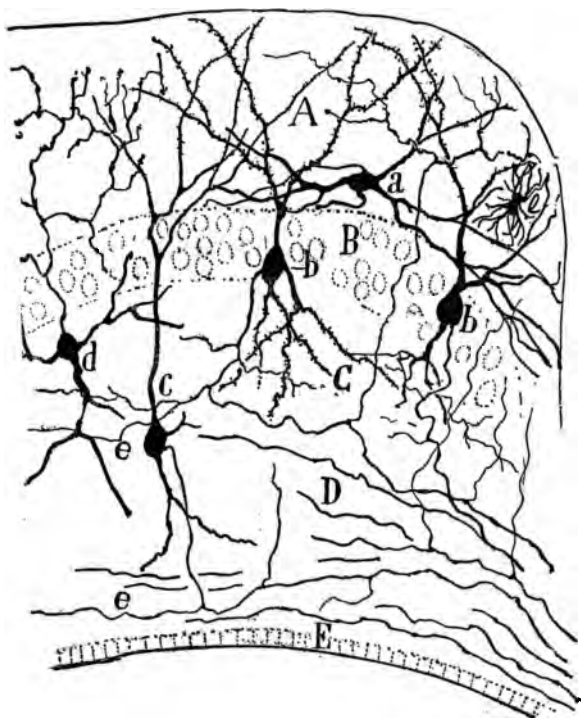
Ein Frontalschnitt durch dieses Gebiet zeigt folgende Schichten: 1. die oberflächliche plexiforme; 2. die Pyramiden; 3. die tiefe plexiforme; 4. die weisse Substanz; 5. das Ventrikelependym (Fig. 7).

1. Die oberflächliche plexiforme Schicht. — Sie bildet ein peripheres, breites Band, das gegen die darunter liegenden Pyramiden deutlich abgegrenzt ist. Bezüglich ihrer Struktur stimmt sie, wie ich gezeigt habe, vollständig überein mit der entsprechenden Schicht der Säugetiere, indem sie sich aus folgenden Bestandteilen zusammensetzt: a) Büschel der Pyramiden; b) Protoplasmafortsätze autochthoner Hori-

zontalzellen, c) Nervenverzweigungen aus Martinottischen Axenzylindern; d) rückläufige Kollateralen. Dazu kommt noch die Endverzweigung der Ependymzellen.

Die von meinem Bruder genau durchforschten Zellen dieser Schicht entsprechen drei verschiedenen Typen: a) sternförmige oder dreieckige

Fig. 7.



Stück eines Frontalschnitts der Rinde des Chamäleons.

A, oberflächliche plexiforme Schicht; B, Pyramiden; C, tiefe plexiforme Schicht; D, weisse Substanz; E, Ventrikependym.

Zelle mit langem Axenzylinder; sie liegt im unteren Drittel der ersten Schicht und kann als dislocierte Pyramide betrachtet werden; b) horizontale spindelförmige Zellen (a) mit langen glatten Dendriten und mit einem tangentialen, ausschliesslich in dieser Schicht verzweigten Axenzylinder; c) sehr kleine sternförmige Zellen (von meinem Bruder ent-

deckt) mit sehr kurzen, feinen Dendriten und einem zarten, selten deutlich gefärbten Axenzylinder; dieselben lassen sich im ganzen mit den von mir bei der menschlichen Hirnrinde beschriebenen Zwergzellen vergleichen (b).

Die Nervenfasern lassen dreierlei Ursprung erkennen: die einen (Fig. 8, c) repräsentieren einfach rückläufige Kollateralen von Pyramiden; andere sind Endverzweigungen von Martinottischen Axenzylindern (Fig. 7, d), die Mehrzahl endlich stellt die Endäste von Balken- oder assoziativen Fasern aus der weissen Substanz dar (Fig. 8, e).

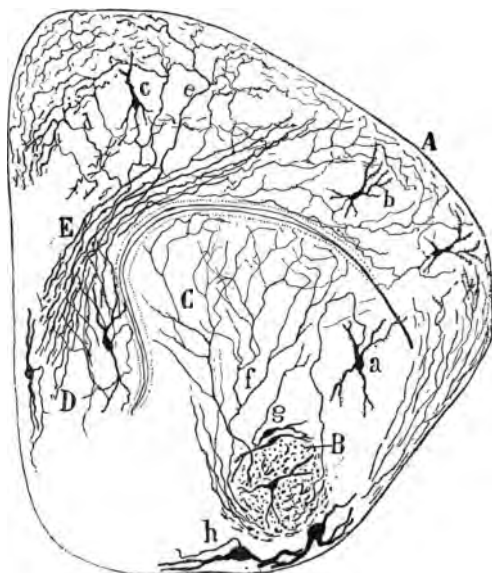
**Pyramidenschicht.** — Sie bildet eine Masse von in drei oder vier Reihen angeordneten Zellen (Fig. 7, B), deren Form und Gedrängtheit an die Zellen des Ammonshorns bei den kleinen Säugetieren erinnert. Unter ihnen findet man Spindel-, Dreieck- und Kugelformen und vor allem Pyramiden, welche letzteren am unteren Rande der Schicht sehr zahlreich sind. Abgesehen von den äusseren, gewöhnlich mit zwei oder mehr radiären Dendriten besetzten, besitzen die übrigen einen dicken Schaft, der an der ersten Schicht in ein Büschel stachliger Dendriten aufgelöst ist, eine, zwei, manchmal mehr basale Dendriten, welche in der inneren plexiformen Schicht verzweigt sind, und einen Axenzylinder, welcher quer durch die darunterliegenden Schichten absteigt und sich in der weissen Substanz verliert. Ähnlich demjenigen der gleichen Zellart bei den Säugetieren sendet dieser Axenzylinder, wie P. Ramón gezeigt hat, dreierlei Kollateralen aus, rückläufige, für die äussere plexiforme Schicht bestimmt, — horizontale, zwei oder drei, welche sich im Niveau der inneren plexiformen Schicht in Verzweigungen auflösen, — und assoziative, sehr lange, die mitten in der weissen Substanz entspringen, wo sie in der dem Axenzylinder oder Hauptast entgegengesetzten Richtung verlaufen; häufig beobachtet man, dass diese assoziativen Kollateralen Bifurkationsäste des Nervenschafts darstellen.

**Tiefe plexiforme Schicht** (Fig. 7, C). — Man könnte sie auch als Schicht der Riesenzellen bezeichnen, weil sie die grössten Pyramiden, neben einem sehr dichten Nervenplexus, beherbergt.

Dieser, in der inneren Region dieser Rindenstelle sehr dichte, an den Seiten sehr lockere Plexus entsteht aus der Verschlingung von

vier Faserarten: kollaterale Nervenverzweigungen aus dem Axenzylinder der Pyramiden; Kollateralen und Endfasern, welche sich in assoziative Fasern der weissen Substanz fortsetzen; Endäste und Kollateralen, welche zu Kommissural- oder Balkenbahnen gehören, und endlich ausgedehnte Verzweigungen von dicken, aus der Gegend des Septums kommenden und sich vielleicht in sensible oder sensorische Fasern fortsetzenden Markfasern.

Fig. 8.



Frontalschnitt durch das Gehirn des Chamäleons.

A, äusserer Teil der Rinde; B, Basalfaszikel; C, Grundganglion oder Corpus striatum; E, weisse Substanz der inneren Region der Rinde; D, Gegend des Septums; a, Zelle des Grundganglions.

Viele dieser Fasern verzweigen sich nicht nur in der dritten Schicht, deren dichtes Geflecht komplizierend, sondern liefern auch radiäre Fäden, die sich zwischen den Pyramiden durchkreuzen und schliesslich in der oberflächlichen plexiformen Schicht enden.

Von Zellen gibt es hier zwei Arten: a) grosse Pyramidenzellen mit einem Radiärschaft für die erste Schicht, mit einer Basaldendrite und mit einem starken, in eine Markfaser der weissen Substanz sich fortsetzenden

Axenzylinder; b) kleine Zellen, kuglig oder spindelförmig, mit absteigenden und horizontalen Dendriten und mit einem aufsteigenden in der äusseren plexiformen Schicht endenden Axenzylinder. Diese Zellen, welche mein Bruder bei der *Lacerta agilis* entdeckt hat, entsprechen wahrscheinlich den Martinottischen Zellen in der menschlichen Hirnrinde (Fig. 7, *d*).

**Weisse Substanz.** — Sie bildet eine Schicht supraventrikulärer horizontaler Fasern, die nach innen an Dichtigkeit zunimmt und nach innen und unten in verschiedene Bündel oder Nervenbahnen übergeht. Aus ihr entspringen Kollateralen und Endfasern, welche sich, wie ich gefunden und mein Bruder bestätigt hat, in den beiden plexiformen Schichten verteilen (Fig. 8, *E*).

P. Ramón, welcher auf die Verfolgung dieser Bahnen der weissen Substanz ein sorgfältiges Studium verwendet hat, unterscheidet folgende Leitungen:

1. Eine homolaterale Assoziationsbahn. — Sie besteht aus äusseren Bifurkationsästen von Pyramiden-Axenzylindern, welche ersteren nach aussen verlaufen und wahrscheinlich in der äusseren Rindengegend (Cortex laterodorsalis) enden.

2. Assoziative Längsbahn (sagittales Bündel von P. Ramón). — Dieses von J. Eninger beschriebene Bündel liegt in der Nähe der Mittellinie, in der Tiefe der *Incisura interhemisphärica*; es empfängt einen grossen Teil der Axenzylinder der Spaltrinde (Fig. 9, *FM*), zieht sagittal nach hinten und endet in der Occipitalgegend des Gehirns. Hinsichtlich des Ursprungs, der Lage und Endigung könnte sie mit dem Cingulum der Säugetiere verglichen werden, mit dem es auch, wie ich bereits bemerkt, ein System von Fasern gemeinsam hat, die der Verbindung der Hemisphärenpole dienen.

3. Kontralaterale Assoziationsbahn oder Corpus callosum. — Sie besteht aus dicken Fasern, welche sowohl aus der Rinde der Fissuralgegend, als aus den äusseren Gehirngebieten stammen, und bildet einen die sagittale Bahn unten umfassenden Bogen (Fig. 9). Ihre Fasern enden, nachdem sie die entgegengesetzte Seite erreicht, mittelst Verzweigungen von einer derartigen Länge, dass sie, wie P. Ramón sagt, fast die gesamte dorsale Rinde umspannen.

4. Direkte und gekreuzte Projektionsbahn. — Wie in Fig. 9, *FC* und *FD*, ersichtlich, wendet sich ein Teil der Markfasern der weissen Substanz, und zwar der aus der dorsalen inneren Rinde kommende, nach unten durch die Masse des Septum und erreicht das Grundbündel oder die motorische Hauptbahn, mit welcher er zu den unteren Zentren absteigt. Man bemerkt, dass sich diese Bahn aus

Fig. 9.



Frontalschnitt durch das Gehirn der Lacerta agilis.

*A*, obere-innere Rinde; *AC*, Balkenfasern, in der entgegengesetzten Hemisphäre verzweigt; *FM*, sagittales Bündel (oder mesocephales Edinger's); *FC*, gekreuzte Bündel des Kommissursystems; *FD*, absteigende homolaterale Bündel, für den Basalstrang bestimmt; *HS*, Kommissurbündel für den Nucleus sphaericus; *FB*, Basalstrang.

direkten (*FD*) und gekreuzten Fasern (*FC*) zusammensetzt. Diese Züge, zum erstenmale von meinem Bruder dargestellt und von Edinger bestätigt, entsprechen vielleicht dem Fornix longus Forels der niederen Wirbeltiere oder dem projektiven Teil des Cingulum.

**Vordere Kommissur.** — Das Gehirn der Reptilien enthält auch eine echte und sehr starke vordere Kommissur, die aus zwei Lagen

von Fasern besteht: einer oberen, welche einen Verbindungsstrang für die beiden runden Kerne darstellt (*HS*), und einer unteren, deren Bahnen für die Verbindung der beiden Riech- oder Sphenoidalrinden (*HJ*) dient.

Ich füge noch die *Commissura pallii posterior* hinzu, welche die occipitalen Enden der Rinde verbindet und dem Psalterium dorsale entsprechen dürfte, namentlich wenn sich nachweisen liesse, dass diese Rindengegend das obere Riechzentrum des Säugetierhirns ist.

**Andere Regionen der Rinde.** — Dieselbe Textur, doch ohne die Regularität der Schichten, trifft man, wie mein Bruder nachgewiesen hat, in der latero-dorsalen Rinde (Fig. 8, A). Ihre Pyramidenzellen, — unregelmässig gestaltet — senden gleichfalls den Axenzylinder in die weisse Substanz und in der Richtung des Sagittalbündels und des Corpus callosum.

**Homologon der oberen-inneren Rindengegend.** — Die allgemeine, von Spitzka<sup>13)</sup> und Edinger<sup>14)</sup> ausgesprochene und von Meyer<sup>15)</sup> und Smith<sup>16)</sup> sehr geschickt verteidigte Ansicht geht dahin, dass diese Rindengegend das rudimentäre Ammonshorn der Reptilien darstellt. Nach Smith soll sie aus zwei getrennten Feldern bestehen: einem oberen-äusseren, welches das Ammonshorn bildet, und einem inneren, oder fissuralen, der Fortsetzung des vorhergehenden und aus sehr kleinen und gedrängten Pyramiden zusammengesetzt, welche die Körner der *Fascia dentata* repräsentieren. Zur Begründung dieser letzteren Homologie wird angeführt, dass bei einem Säugetier, dem *Ornithorhynchus*, die *Fascia dentata* an gewissen Stellen der Spalt- oder inneren Rinde die Fortsetzung der Ammonsformation ist, und dass bei denjenigen Wirbeltieren, bei welchen das Corpus callosum fehlt, die *Commissura interammonica* oder das Psalterium, bezüglich der Lage, der bei den Reptilien erwähnten entspricht. Meyer bezeichnet nicht mit solcher Präzision die der *Fascia dentata* homologe Gegend, behauptet aber ebenfalls, dass bei den Reptilien das Corpus callosum fehlt und die Zwischenhemisphärenkommissur den Charakter des Psalteriums besitzt. Das sagittale, aus der genannten Rindengegend hervorgehende Bündel soll einfach den Fornix (die vorderen Säulen des Fornix der Säugetiere) darstellen, eine Bahn, welche bei den Reptilien wie bei den höheren Wirbeltieren spezielle Verbindungen mit dem Septum lucidum hat. Nach Meyer bildet der Fornix die erste Gehirn-Projektionsbahn, die sich bei den



Vertebraten entwickelt, ebenso wie das Ammonshorn die erste differenzierte Rinde ist. Bei den Reptilien soll auch die innere Kapsel fehlen oder vielmehr eine aus den äusseren Gehirnregionen stammende Projektionsbahn.

Ohne die Bedeutung der von den Autoren für die erwähnten Homologien angeführten Gründe zu verkennen, muss man doch gestehen, dass das Problem noch nicht endgültig gelöst und das Feld noch für andere Konjekturen frei ist. Gründe von derselben Überzeugungskraft, wie die von Edinger, Meyer und Smith vorgebrachten, sprechen nach meiner Meinung auch zu Gunsten der Identifikation der genannten Rindenstelle mit der Fissural- oder Zwischenhemisphärenrinde der Säugetiere, deren Struktur bei Maus und Meerschweinchen sicherlich der erwähnten Rinde der Reptilien gleicht (siehe Figur 74, Heft IV).

In der Tat nimmt diese Rinde bei den Säugetieren dieselbe Stelle ein wie bei den Reptilien und Vögeln; sie besitzt auch zwei plexiforme Schichten, liegt ganz ebenso oberhalb des Corpus callosum und lässt endlich zwei Fasersysteme entstehen: ein sagittales und assoziatives, das Cingulum, und ein absteigendes oder projektives, den Fornix longus Forels. Man erinnere sich, dass die Begründung Meyers (dass der Fornix sich immer mit dem Septum verbindet) auch für meine Vermutung spricht, da gleicherweise der Fornix longus Forels, die Projektionsbahn der Zwischenhemisphärenkommissur, konstant in Verbindung mit dem Septum steht. Endlich beachte man, dass bei den Reptilien und Vögeln, trotz der Annahme Meyers, Smiths, Brills u. a., niemand die Existenz einer echten Fascia dentata nachgewiesen hat. Mein Bruder, der mit der grössten Sorgfalt die Textur der fissuralen Rindengegend untersucht hat, konnte bezüglich der Morphologie der Zellen und des Verhaltens des Axenzylinders keinen wesentlichen Unterschied zwischen den Pyramiden der oberen und denjenigen der unteren Partien der oberen-inneren Rinde finden. Niemals gelang es z. B. zu beobachten, dass der Axenzylinder der unteren Zellen sich in mit freien Verzweigungen endende Moosfasern über den Pyramiden der oberen Rindenpartie fortsetzt, eine Eigentümlichkeit, die bekanntlich für die Körner der Fascia dentata wesentlich und charakteristisch ist, und auf welche Edinger, Meyer, Brill und Smith die Aufmerksamkeit nicht gerichtet zu haben scheinen.

---

## HIRNRINDE DER BATRACHIER.

Dank den Untersuchungen von Oyarzum<sup>17)</sup>, die von mir<sup>18)</sup>, Calleja<sup>19)</sup>, Berder<sup>20)</sup> und besonders von meinem Bruder<sup>21)</sup>, der sich mit diesem Gegenstand am eingehendsten beschäftigt hat, bestätigt und in einigen Punkten erweitert wurden, ist die Struktur der Hirnrinde der Batrachier ziemlich genau bekannt. Über die allgemeine Homologie des Gehirns der Amphibien, sowie über den Ursprung und Verlauf seiner langen Bahnen verdanken wir nicht minder wichtige Arbeiten Stieda<sup>22)</sup>, Osborn<sup>23)</sup>, Edinger<sup>24)</sup> und Koppen<sup>25)</sup>.

Wie Edinger gezeigt hat, beginnt mit den Amphibien in einfachster und elementarster Form die Konstruktion der grauen Hirnrinde der Wirbeltiere. Jedoch betrifft diese Einfachheit wohl mehr die Zahl der Zellen und ihre Fortsätze, nicht die Art und Beschaffenheit derjenigen Faktoren, welche das Substrat der höchsten Nervenfunktionen bilden.

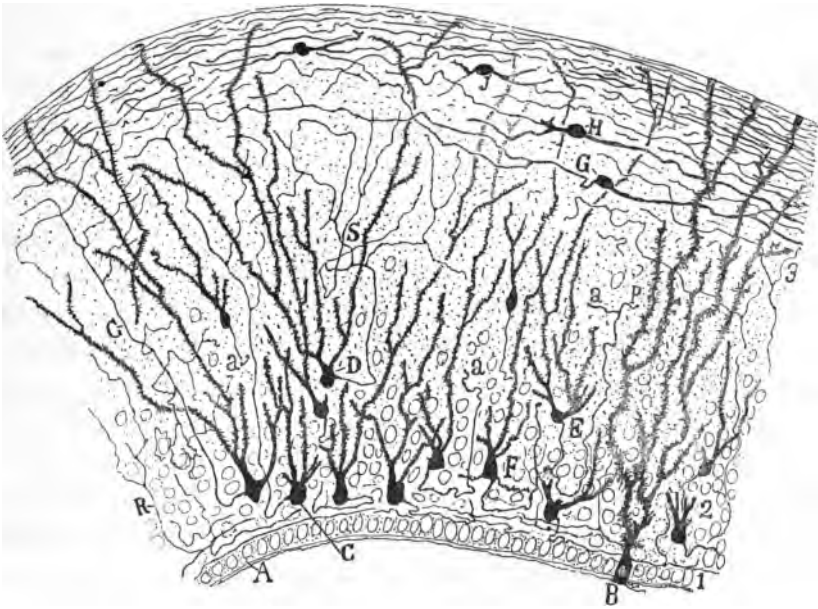
Die Hirnrinde der Amphibien (Frosch, Salamander, Triton etc.) besteht aus drei Grundschichten; diese sind von innen nach aussen: 1. die epitheliale; 2. die Körner oder Nervenpyramiden; 3. die molekulare oder plexiforme Schicht. Letztere ist die dickste und enthält vereinzelte Nervenzellen, was schon Stieda erkannte.

1. Epithelialschicht. — Diese von Oyarzum treffend beschriebene Schicht besteht aus einer Reihe grosser, dreieckiger oder klotzförmiger, die Ventrikelwand begrenzender Zellen. Jede derselben sendet an ihrer Basis einen oder auch mehrere wimperartige Fortsätze aus, die sich in meinem Präparate immer doppelt zeigten (Fig. 10, B), und an ihrem Scheitel einen dicken, rauhen, nach der Peripherie gerichteten und kompliziert verzweigten Schaft; ihre äussersten, haarigen und varikösen Äste erreichen die freie Oberfläche und erweitern sich hier zu einem kegel- oder zylinderförmigen Grenzgebilde (Fig. 10, B).

Diese Epithelzellen sind das einzige Stützgerüst der Rinde und liefern einen grossen Teil der plexiformen Schicht, ein Verhalten, das zum erstenmale Oyarzum nachgewiesen und mein Bruder bestätigt hat.

2. Körner oder Gehirnpyramiden. — Diese Schicht ist äquivalent derjenigen der Pyramiden der Reptilien und Säugetiere. Sie enthält dreieckige oder längliche Zellen mit einer nach unten gerichteten Basis und einem in 2, 3 oder mehr Schäfte ausgezogenen Scheitel; letztere sind stachelig und beträchtlich verzweigt; die Äste erstrecken

Fig. 10.



Querschnitt durch die Hirnrinde des Frosches (seitliche obere Gegend). 1. Ventrikel­epithel; 2. Körner oder Pyramiden; 3. Molekularschicht.

B, Epithelzelle; C, C, Zellen, deren Axenzylinder in die plexiforme Schicht aufsteigen und sich dort verzweigen; D, Zelle, deren Axenzylinder sich bei S verzweigt und seine Individualität verliert; E, Zelle, deren Axenzylinder erst abwärts steigt, sich dann umwendet und im oberen Teil der Körnerschicht spaltet; F, Zelle mit aufsteigendem, sich von vorn nach hinten wendenden Axenzylinder; G, Horizontalebene der Molekularschicht ohne Axenzylinder; H und I, andere Horizontalzellen mit Axenzylinder. — a bedeutet die Richtung nach vorn, p nach hinten.

sich, wie Oyarzum beschrieb, bis in die plexiforme Schicht, woselbst sie frei werden (Fig. 10, C, D).

Die Grösse der Zellen nimmt von unten nach oben ab, wie in den Pyramidenschichten der Säugetiere. Die grössten grenzen an die Körper der Epithelzellen. Die Zahl der Zellen vermindert sich ebenfalls all-

mählich von der Tiefe nach der Oberfläche zu, bis zu einer Zone, wo sie nur noch unregelmässig verstreut und vereinzelt sichtbar sind (plexiforme Schicht).

Der Axenzylinder ist von Oyarzum gesehen worden, nach dessen Behauptung er sich nach hinten wendet und eben so verlaufende Bündel von Nervenfasern bildet. Diese Tatsache steht fest, jedoch nach meiner Meinung nur bezüglich einiger, gewöhnlich im oberen Teile der Pyramidenschicht gelegenen Zellen. In Wirklichkeit sendet die Mehrzahl der Pyramiden den Axenzylinder in die erste Schicht, wo derselbe über lange Strecken tangential zieht. Wie aus Fig. 10, C, ersichtlich, entspringt dieser Fortsatz seitlich oder unten am Körper, steigt oft ein kurzes Stück abwärts und nach einem variablen horizontalen Verlauf teilt er sich, um sich radiär zu wenden und in die plexiforme Schicht zu steigen. Zuvor gibt er noch verschiedene Kollateralen ab, die sich zwischen den benachbarten Zellen und in der Nähe der plexiformen Schicht ausbreiten.

Wo verbleiben die Axenzylinder dieser Zellen? Unzweifelhaft verzweigen sie sich sehr ausgiebig in der ersten Schicht; aber ihre Endigung kann nicht mit Sicherheit angegeben werden. Nach meiner Meinung bildet die Mehrzahl dieser Fasern eine oberflächliche, nach hinten und unten gerichtete, wahrscheinlich dem Fasciculus basalis einverleibte Bahn. Nach P. Ramón sollen viele dieser Fasern in der seitlichen-unteren Gegend des vorderen Hirnbläschens ein — von ihm als seitliches bezeichnetes — Bündel erzeugen, welches im Zwischenhirn sich mit der bekanntlich speziell aus dem Basal- oder Primordialganglion stammenden Pedunkularbahn vereinigt.

In der Pyramidenschicht gibt es noch andere Zellformen, die von meinem Bruder beschrieben worden sind, wie: kuglige Zellen mit aufsteigendem, in der ersten Schicht verzweigten Axenzylinder (vielleicht mit den Martinottischen Zellen zu vergleichen) und kuglige oder sternförmige Zellen mit zahlreichen absteigenden Dendriten. Auch fehlt es nicht an Zellen mit kurzem Axenzylinder, wie Calleja und mein Bruder angegeben haben.

Plexiforme Schicht. — Sie ist die dichteste von allen und nicht so scharf nach unten abgegrenzt wie bei den Reptilien und Säugetieren.

Sie besitzt die wiederholt aufgezählten Bestandteile, nämlich a) Endbüschel von Pyramiden, welche sich manchmal bis an die freie Oberfläche erstrecken; b) sehr zahlreiche Nervenverzweigungen; c) Tangential- oder Durchgangsfasern und zwei Arten von Zellen mit kurzem Axenzylinder: den spindelförmigen horizontalen Typus mit mässig langem, in der ersten Schicht verzweigten Axenzylinder, und den sphärischen mit kurzem, in geringer Entfernung von seinem Ursprung verzweigten Axenzylinder (Fig. 10, I, H, G). P. Ramón erwähnt ausserdem in dieser Schicht dislozierte Pyramiden, deren Axenzylinder erst abwärts steigt und nachher sich zurückwendet, und sternförmige Zwergzellen von nicht näher bekannter Beschaffenheit.

Die Rinde der Amphibien entspricht also in ihren allgemeinen Grundrissen derjenigen der Reptilien und Säugetiere, jedoch mit der wichtigen Modifikation, dass die plexiforme Schicht komplizierter ist als bei jenen Tieren und aus zwei Formationen besteht: dem protoplasmatischen Nervenplexus, welcher der ersten Schicht beim Menschen und den höheren Wirbeltieren eigentümlich ist, und der projektiven und assoziativen Leitungsbahn. Zufolge dieser Dislokation der weissen Substanz ist der Axenzylinder der Pyramiden nach aussen gerichtet und lässt die Kollateralen nicht unterhalb, sondern oberhalb der Zelle entspringen. Übrigens findet sich diese oberflächliche Lage der leitenden Substanz, welche schon an die Lage der Rückenmarksstränge erinnert, auch, obgleich nicht ausgesprochen, in gewissen Rindengegenden der Säugetiere (exogene, im Ammonshorn und der Fascia dentata verteilte Fasern, die von der äusseren Riechwurzel bedeckte Sphenoidalrinde usw.).

---

## RINDE DER FISCHÉ.

Im allgemeinen wird die Existenz eines Pallium oder einer eigentlichen Hirnrinde bei den Fischen geleugnet. Diese so wichtige Gehirngegend, in welcher die höchsten geistigen Funktionen wurzeln, ist bei den Fischen aus der primitiven Epithelialphase noch nicht herausgetreten. Die Basalganglien sollen, nach Edinger und allen Anatomen, der ur-

sprüngliche Repräsentant des Corpus striatum der Säugetiere sein. Jedoch gibt es Autoren, wie Studnicka<sup>26)</sup>, welche in dem Pallium des Petromyzon und Protopterus einige kleine Gruppen von vermeintlich den Pyramiden homologen Nervenzellen zu sehen glaubten. Bei den Urodelen, welche unter diesem Gesichtspunkt mehr den Fischen als den Batrachieren gleichen, entdeckte Nakagaba<sup>27)</sup> ebenfalls an der inneren Fläche der Hemisphären ein Rudiment grauer Substanz. Um indes diese Frage endgültig zu entscheiden, wäre es nötig, sowohl bei den Urodelen wie bei den Fischen die Golgische Methode für die Färbung der genannten Zellen zu verwenden und an ihnen die morphologischen Merkmale der Pyramidenzellen nachzuweisen. Bis jetzt hat sich das Chromsilber für die Aufklärung dieses Punktes als unzulänglich erwiesen.

---

## II. HISTOGENESIS DER HIRNRINDE.

Differenzierung der Nervenzellen. — Auftreten der Neurofibrillen. — Differenzierung der Neuroglia. — Parallelismus der ontogenetischen und phylogenetischen Entwicklung.

Die Hirnrinde repräsentiert die obere Wand des primitiven vorderen Gehirnbläschens, dessen unterer Teil, der sehr früh an Umfang gewinnt und in die Ependymhöhle hineinragt, dem Corpus striatum und Lobulus sphenoidalis zum Ursprung dient.

**Primäre Phasen bei den Nagetieren** (Kaninchen, Meerschweinchen, Maus). — Die primären Phasen, welche das genannte Gewölbe oder Pallium des Gehirns durchläuft, sind von Kölliker<sup>28)</sup> und His<sup>29)</sup> genau untersucht worden. Ursprünglich besteht diese Membran ausschliesslich aus verlängerten, parallelen und, wie diejenigen des primordiales Rückenmarks vom Ventrikel bis zur freien Oberfläche sich erstreckenden Epithelzellen. Später differenzieren sich zwei Zonen: eine innere, in der sich die verlängerten Kerne der Epithelzellen aneinanderreihen, und eine äussere, aus einer Unzahl von Kernen gebildet, die von einer geringen Menge Protoplasma umgeben sind. Diese Zellen, ein Rudiment der zukünftigen grauen Substanz, entsprechen wahrscheinlich den Keimzellen von His, Zellen, die noch undifferenziert und fähig sind, sich durch Mitose zu teilen. Die im Stadium der Vervielfältigung befindlichen Zellen finden sich jedoch vorzugsweise in der Nachbarschaft des Epithels (beim 8 bis 10tägigen Kaninchenembryo).

Vom zehnten Tage an (beim Kaninchen) vermehren sich die zur Bildung der grauen Substanz bestimmten Zellen beträchtlich und gruppieren sich zu verschiedenen unregelmässigen Schichten, wobei die äusserst

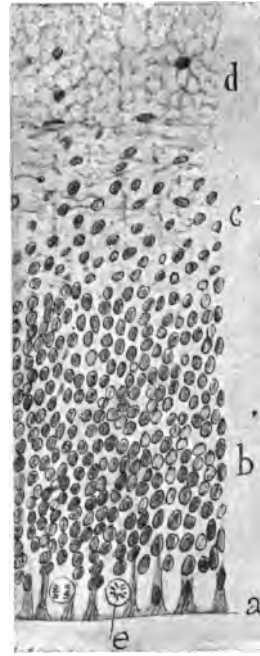
zusammengedrängten Zellkörper kaum bestimmte Radiärfortsätze, vielleicht ein Rudiment des Axenzylinders und des Protoplasmaschaftes erkennen lassen. An diesem Zeitpunkt durchschreitet die Mehrzahl der Zellen wahrscheinlich die Phase des Neuroblasts von His, doch lässt die Unmöglichkeit, in diesem Stadium Färbungen mit der Golgimethode zu erlangen, eine sichere Feststellung nicht zu.

Am vierzehnten oder fünfzehnten Tage zeigt die Rinde zwei neue Schichten: eine fibrilläre oberflächliche oder äussere, zellenarme, den Umriss der plexiformen Schicht, und eine tiefe oder supra-ependymale, ebenfalls zellenarme, die in horizontaler Richtung gestreift erscheint. Letztere repräsentiert das erste Auftreten der weissen, obgleich noch marklosen Substanz. Zwischen diesen beiden zellarmen Schichten befindet sich eine Masse von länglichen, dicht gedrängten Elementen, aus denen die Gehirnpyramiden entstehen.

In den der Geburt voraufgehenden Tagen ist diese graue Zwischenzone erheblich gewachsen und zeigt schon deutlich Schichten embryonaler Pyramidenzellen. Ausser der äusseren plexiformen Schicht kann man an ihr unterscheiden eine Schicht tiefer spindel- und kugelförmiger (polymorpher) Zellen, eine solche kleiner, eiförmiger, unter der plexiformen Schicht gelegener Zellen (mittel-grosse und kleine Pyramiden) und eine aus deutlich differenzierten grossen Pyramiden gebildete mittlere Schicht. Die weisse Substanz erscheint sehr dicht, jedoch ist die Mehrzahl der Fasern noch frei von Mark.

**Histogenetische Phasen in der Rinde des menschlichen Fötus.** — Nach den jüngsten Untersuchungen von His<sup>30)</sup> an menschlichen Fötus be-

Fig. 11.



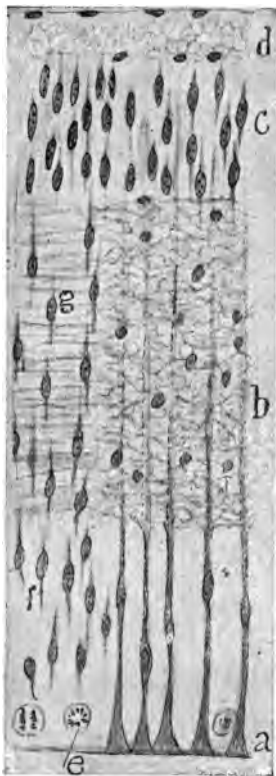
Schnitt durch die Wand des Hirnbläschens des zweimonatigen menschlichen Fötus.

a, Keimschicht; b, Epithelkerne und Neuroblasten; c, Zwischenschicht; d, Velum marginale; e, Keimzelle (nach einer Photographie von His).



ginnt die Differenzierung der Rinde im zweiten Monat in der aus Fig. 11 ersichtlichen Weise. Die Gehirnwand besteht alsdann aus den folgenden

Fig. 12.



Schnitt durch die fötale menschliche Hirnrinde (Beginn des dritten Monats).

a, Keimschicht; f, Neuroblasten und Kerne von Epithelzellen; b, rudimentäre weisse Substanz; c, rudimentäre graue Substanz; d, Velum marginale; g, f, bereits mit einem Radiärfortsatz versehene Neuroblasten. (Mit einigen Abänderungen aus einem Schema von His entnommen).

Schichten: 1. Epithelzellen oder Keimschicht, in der sich noch Keimzellen (*e*) im Stadium der Mitose erhalten; 2. die Schicht der Kerne, eine dicke Formation, in der zahlreiche Kerne von Epithelzellen und Neuroblasten liegen (*b*); 3. eine Zwischenschicht von plexiformem Aussehen mit wenigen Kernen, und 4. das Velum marginale (der Randschleier), ein netzartiges Gebilde, das His für ein echtes Neurogliaetz hält, obwohl es sich nur um ein scheinbares, durch die Kreuzung von Kollateralfortsätzen der radiären oder Epithelzellen entstandenes Netz handeln könnte. Während dieser Zeit existiert noch keine weisse Substanz, auch keine Differenzierung der grauen.

Diese geht erst im Beginn des dritten Monats vor sich. Man sieht in Fig. 12, c, wie zahlreiche Neuroblasten unter das Velum marginale ausgewandert sind und dort einen Haufen von bipolaren Zellen, das erste Rudiment der grauen Substanz, bilden.

Diese Zellen müssen die Phase des Neuroblasts bereits passiert haben, da man darunter (*b*) ein breites Band von plexiformem Aussehen beobachtet, das horizontal oder schräg von zahlreichen Fasern, unstreitig noch unfertigen und marklosen Axenzylindern, durchlaufen wird. Man

sieht auch, dass die Keimschicht mit der Aussendung von Neuroblasten fortfährt, welche unverzüglich bipolare Form annehmen (Fig. 12, e, f).

**Morphologische Differenzierung der Nervenzellen.** — Die neurogenetischen Untersuchungen von Wignall<sup>31)</sup>, mir<sup>32)</sup> Retzius<sup>33)</sup>, Kölliker<sup>34)</sup>, Stephanowska<sup>35)</sup> und a., stimmen in dem Punkte überein, dass die morphologische Differenzierung der Pyramiden in den tieferen Schichten, besonders in der mittleren (der grossen Zellen) beginnt und nach den oberflächlichen oder kleinen Pyramiden hin fortschreitet, zu welchen die am spätesten zur Entwicklung gelangenden Neurone gehören. Im Moment der Geburt sind die grossen Pyramiden die am meisten vorgerückten hinsichtlich der Morphologie und intraprotoplasmatischen Differenzierung.

An welchem Zeitpunkte erscheinen die Zellfortsätze? Meine mit der Golgi-methode bei dem Mäuse- und Kaninchenfötus und ebendenselben wenige Tage alten Tieren ausgeführten Untersuchungen haben folgende zum grossen Teil von Retzius, Kölliker, Berkley<sup>36)</sup>, Thomas<sup>37)</sup>, Stephanowska usw. bestätigten Resultate ergeben.

**Neuroblastenphase.** — Der zuerst aus dem Zellkörper hervorgehende Fortsatz ist der Axenzylinder; demzufolge reproduzieren die Neurone in den frühesten Stadien den Neuroblast von His. Bei den neugeborenen Tieren jedoch und den vor der Geburt stehenden Föten sind die jenes Stadium durchmachenden Elemente sehr selten. Die von mir bei Maus und Kaninchen vor der Geburt gefundenen sehr wenigen Zellen dieser Art gehören zu den Kategorien mit kurzem Axenzylinder, einem sehr spät sich entwickelnden Neurontypus. Beim menschlichen Fötus vom siebenten bis neunten Monat beobachtet man die Neuro-

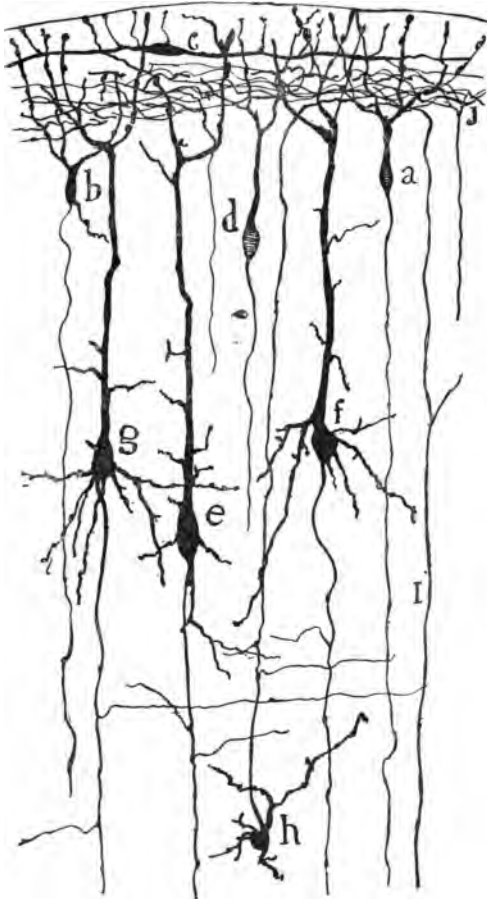
Fig. 13.



Stück aus der Rinde des Mäusefötus vor der Geburt.

a, grosse Pyramiden; b, c, mittelgrosse und kleine Pyramiden; e, Axenzylinder; d, Initialkollateralen des Axenzylinders; f, Horizontalzelle der plexiformen Schicht.

Fig. 14.



Stück eines Frontalschnitts des Gehirns der vier-  
tägigen Maus.

*a, d*, kleine Pyramiden in bipolarer Phase; *b*, eine solche, welche bereits eine absteigende Dendrite besitzt; *e, f, g*, Pyramiden; *h, a*, Martinottische Zelle; *I*, Faser aus der weissen Substanz.

blastenphase an einigen Zellen mit kurzem Axenzylinder der ersten Schicht. Auch nach der Geburt existieren beim Menschen Zellen, die dieses Stadium noch nicht überschritten haben.

**Bipolare Phase.** — Vom dritten Monat des Uterinlebens beim Menschen und vom vierzehnten oder fünfzehnten Tage ab nach der Konzeption bei Kaninchen und Maus nimmt die grosse Mehrzahl der Pyramiden bipolare Form an, wie die Untersuchungen von Magini<sup>38)</sup>, Vignal und His ergeben haben. Bei der neugeborenen Maus, dem Kaninchen und Hunde beharren, wie ich gezeigt habe, fast alle kleinen Pyramiden, mit geringen Abweichungen, noch in dieser Phase (Fig. 13, c).

Während dieser Zeit ist der Zellkörper eiförmig, glatt und radiär verlängert und von seinen Polen entspringt: ein äusserer, starker, sehr variköser Fortsatz\*) (wie

\*) Diese Varikositäten sind auch von Thomas bemerkt worden, welcher ihnen für die Entwicklung der Neurone eine Bedeutung beimisst. Indess könnten die von ihm gezeichneten höchst groben Körner sehr wohl das Resultat einer postmortalen Veränderung der Zellen sein.

schon Magini erkannte), der an oder vor der Gehirnoberfläche mittelst einer Varikosität endet, zuweilen auch gespalten ist; und ein innerer, dünner Fortsatz (*I*), gleichfalls mit Varikositäten, wenn auch weniger voluminösen als die oben erwähnten, versehen und unten in eine Markfaser der weissen Substanz übergehend. Es fehlen in dieser Phase die basilaren Dendriten und Nervenkolateralen (Fig. 14, *a, d*).

**Auftreten der basilaren Dendriten und der Schaftkolateralen.** —

Bei Maus und Kaninchen kann man kurz nach der bipolaren Phase und einige Tage vor der Geburt schon an dem Zellkörper der grossen Pyramiden eine absteigende Dendrite beobachten, welche in der Nähe des Axenzylinders entspringt oder mit diesem einen gemeinsamen Schaft bildet, und einen basilaren Protoplasmaast. Fast gleichzeitig tauchen unter der Form kurzer Stachel die seitlichen Dendriten des Körpers auf; hierauf folgen die Kolateralen des Radiärschafts, welche sich, wie Stephanowska gezeigt hat, von unten nach oben zu (*e, g*) entwickeln.

Bevor alle diese Dendriten zum Vorschein kommen, differenziert sich das Endbüschel, das ursprünglich plump aussieht und von zwei oder drei kurzen varikösen, bis in die Nähe der Pia sich erstreckenden Ästen gebildet wird (Fig. 13, *c*). Einige Tage nach der Geburt existieren bei der Maus noch zahlreiche kleine Pyramiden ohne Dendriten oder mit einer rudimentären Basaldendrite (Fig. 14 *a, b*).

**Auftreten der Nervenkolateralen.** — Nach meinen Beobachtungen beginnen die Kolateralen am Axenzylinder als kurze Stacheln, welche im rechten Winkel entspriessen und mit einer Varikosität enden (Fig. 13, *d*). Die ersten Kolateralen erscheinen bei den grossen Pyramiden und zwar gewöhnlich oben in der Nähe des Körpers; erst später entwickeln sich die unteren Kolateralen (entgegen der Angabe von Stephanowska, dass sie in umgekehrter Folge auftreten). Nach der Geburt sind bei der Mehrzahl der kleinen Pyramiden und bei vielen polymorphen Zellen die Kolateralen noch nicht zum Vorschein gekommen; hingegen sind die schon vorhandenen aus den grossen Pyramiden beträchtlich gewachsen, haben sich gespalten und ihre Aste enden mit Klümpchen oder Kügelchen (*g*). In den auf die Geburt folgenden Tagen sind diese Äste auch bei vielen kleinen Pyramidenzellen hervorgetreten und besitzen bei den grossen eine erhebliche Länge, besonders die initialen oder oberen, die

schon verschiedene sekundäre und tertiäre Abzweigungen zeigen. Endlich entspringen auch, wie Stephanowska beschrieben hat, aus dem Radiärschaft und Endbüschel die Stacheln oder pyriformen Fortsätze. Das späte Erscheinen dieser Fortsätze bezeichnet die funktionelle Reife des Neurons.

**Bildung zentripetaler Nervenfasern.** — Bei der neugeborenen Maus sieht man die sensiblen, optischen und akustischen Fasern bereits in ihren Grundzügen modelliert; ihre Verzweigungen komplettieren sich erst nach 20 oder 30 Tagen. Die Assoziationsfasern sind ebenfalls sehr früh reif; sie erscheinen schon drei oder vier Tage nach der Geburt, wie aus Fig. 14, *I*, ersichtlich, wo eine derartige Faser bis in die plexiforme Schicht verfolgt wurde. Die Martinottischen Fasern sind gleichfalls ziemlich früh reif, sodass bei der Maus von einem oder zwei Tagen bereits ein Nervenplexus im untersten Teil der plexiformen Schicht existiert (Fig. 14, *J*).

**Strukturelle Differenzierung.** — Vor der Geburt sind die beiden Hauptfaktoren des Protoplasmas, die Nisslschen Spindeln und die Bethe'schen Neurofibrillen gewöhnlich nicht zu erkennen. Nach Beendigung der Geburt erscheinen jedoch bei Kaninchen, Katze und Hund in den grossen Pyramiden, wenn auch klein und schlecht begrenzt, Nisslsche Klümpchen und ein Neurofibrillengerüst.

Bezüglich dieses letzteren lehren meine kürzlich mit der Methode des reduzierten *Argentum nitricum* gemachten Untersuchungen<sup>39)</sup> (Fig. 15), dass die Nervenzelle die folgenden vier Phasen durchwandert:

a) Phase der Undifferenziertheit und Nichtfärbbarkeit. — Das Protoplasma, das in diesem Stadium keine Affinität zu den die Neurofibrillen färbenden Substanzen zeigt, erscheint ausschliesslich von einem groben Spongionplasma granulierter Bälkchen gebildet, welche mit feinsten Chromatingranulationen besät sind. In diesem Zustande befinden sich alle oder fast alle Gehirnpyramiden vor der Geburt, ebenso die grosse Mehrzahl derselben in den ersten Tagen des extrauterinen Lebens. Der Kern besitzt einen an Kügelchen reichen Nucleolus und durch den Kernsaft verstreut erscheinen einige Granula, welche das Silbernitrat anziehen.

b) Phase der oberflächlichen Neurofibrillenbildung.\*) — Die Neurofibrillen erscheinen zum ersten Male im Radiärschaft und im Axenzylinder der grossen Pyramiden und erstrecken sich über die Rindenschicht des Zellkörpers, aber nicht ins Innere desselben, das noch in undifferenziertem Zustande verbleibt (Fig. 15, B). Diese Fibrillen sind dünn, etwas varikös und erzeugen ein Netz von länglichen Maschen, das im Schaft und Axenzylinder zu verschwinden scheint, wo das Gerüst sich auf ein Bündel paralleler Fäden reduziert. Bei vielen Zellen wird der Axenzylinder von einer einzigen, aus der Verschmelzung und Konvergenz mehrerer aus dem Schaft und den Basilardendriten stammender Fäden resultierenden Neurofibrille gebildet. Nicht selten beobachtet man an diesen Fasern knotenartige Verdickungen (Klumpchenzustand\*\*).

Beim neugeborenen oder einige Tage alten Kaninchen oder Hund zeigen nur die grossen Pyramiden und einzelne mittelgrosse Zellen Neurofibrillen. Dieser Umstand, den meine Methode sehr deutlich zur Anschauung bringt, gestattet die vollständige Verfolgung der Fortsätze, besonders des Hauptschafts und des Axenzylinders, welche die ganze Rinde radiär kreuzen (b).

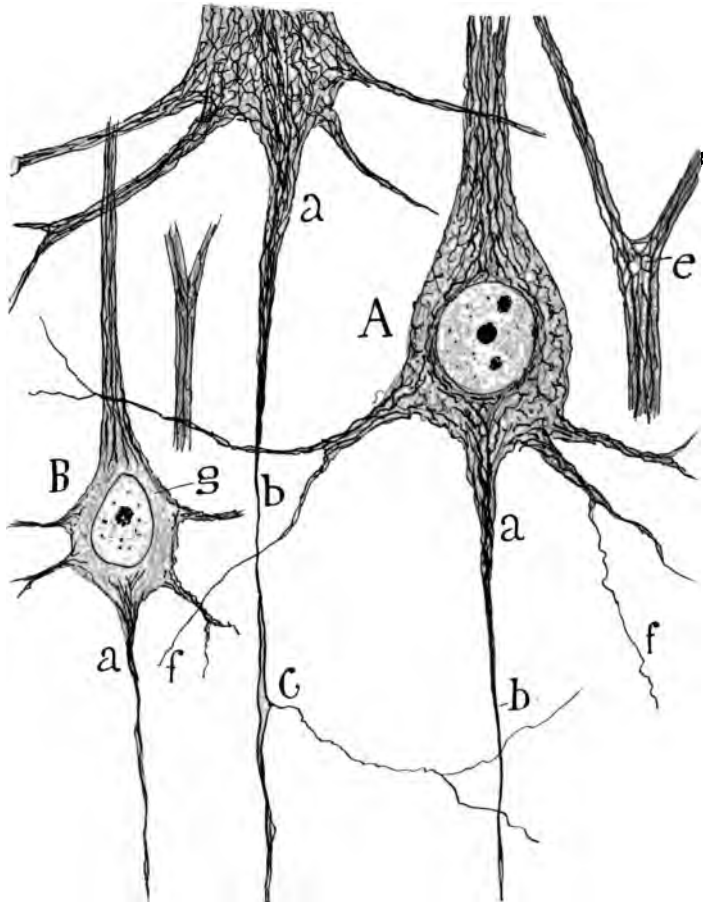
c) Phase der tiefen Neurofibrillenbildung. — Das Netz von Neurofibrillen erstreckt sich bis zum Zentrum der Zelle und verteilt sich bereits in zwei Plexus: einen dichten perinucleären und einen lockeren randständigen; beide gehen in die Fortsätze über. Die Fäden werden glatt, die Knoten schwinden und die Zahl der feineren Fäden oder sekundären Neurofibrillen scheint sich zu verringern, obgleich der retikuläre Zustand noch deutlich fortbesteht (Fig. 15, A).

\*) Ich meine nicht, dass es sich um eine veritable Bildung von Protoplasmafibrillen handelt, sondern um die Ablagerung irgend welcher, das Silbernitrat anziehenden Substanz in den oberflächlichen Fächern des präexistierenden Reticulums. Zu diesem Phänomen dürfte sich eine immer deutlichere Differenzierung des Reticulums in dicke oder primäre und in dünne oder sekundäre Neurofibrillen gesellen.

\*\*) Meine allerneuesten Untersuchungen über diese manchmal sehr voluminösen Anschwellungen der Neurofibrillen der Embryone oder der neugeborenen Tiere haben mich überzeugt, dass sie während der Kälteeinwirkung entstandene Kunstprodukte darstellen. So erscheinen schon beim Hühnerembryo am fünften Tage nach der Befruchtung die Anschwellungen, wenn die Eier zwei oder drei Stunden vor der Einwirkung des Silbernitrats oder des zur voraufgängigen Fixierung benutzten Alkohols abgekühlt werden.

Während dieser Zeit beginnt auch der Axenzylinder sich zu verdoppeln infolge einer Art längsgerichteter Spaltung seiner ursprünglichen Fibrille, wobei, wie aus Fig. 15, *c*, ersichtlich, die Kollateralen mittelst

Fig. 15.



Grosse Pyramidenzellen des 10 tägigen Hundes.

*A*, grosse, bereits mit perinucleärem Netz versehene Pyramide; *B*, mittelgrosse Zelle mit undifferenziertem Spongio plasma; *a*, Axenzylinder, *b*, konische Spitze desselben; *c*, Kollateralensprossung; *f*, mit einer einzigen Neurofibrille versehene Dendritenäste.

Sprossung oder rechtwinkliger Abzweigung aus einem jener parallelen Fäden zu Tage treten. Ursprünglich repräsentieren also die Nervenkollateralen von Hauptneurofibrillen abgezweigte Äste.

d) Phase der Bündel. — Vom fünften bis dreissigsten Tage (bei Hund und Kaninchen) erscheinen die Neurofibrillen in den mittelgrossen Pyramiden und polymorphen Zellen ebenso wie in den grossen Zellen mit kurzem Axenzylinder. In den grossen Pyramiden, bei denen sie weiter Fortschritte machen, erlangen sie nun eine ausserordentliche Reichhaltigkeit und bilden Bündel, die vom Schaft und von den Dendriten zum Zellkörper und von diesem zum Axenzylinder ziehen; dieser umschliesst nun nicht einen oder zwei Fäden wie bisher, sondern ein kompaktes, über die Kollateralen verteiltes Bündel. Viele dünne oder sekundäre Fäden verschwinden oder entziehen sich der Wahrnehmung, vielleicht weil sie ihre fast transversale Richtung, die sie sichtbar macht, verloren haben. Schliesslich mehrt sich auch das Neurofibrillen-Kontingent der Nervenkolateralen und man beobachtet, dass jetzt nur die letzten Dendriten- und Nervenästchen aus einem einzigen axialen Fädchen bestehen.

Die vorstehenden Beobachtungen über die Entwicklung der Neurofibrillen machen es wahrscheinlich, dass diese Fädchen auf zweierlei Weise entstehen können: durch Aussendung wirklicher Äste während des Verlaufs und am Ende der Fibrillen, und durch eine Art longitudinale Segmentierung, die sowohl im Zellkörper wie in den Fortsätzen stattfinden könnte. Jedenfalls erfordert dieser für die Erklärung der Bedeutung des Protoplasmagerüsts sehr wichtige Gegenstand noch erneute Untersuchung.

**Entwicklung der Zellen mit kurzem Axenzylinder.** — Wir wissen wenig über die morphologische Entwicklung dieser Kategorie von Zellen, weil sie sich bei neugeborenen Tieren oder vor der Geburt befindlichen Föten äusserst selten färben. Jedoch gestatten einige beim Mäusefötus erzielte Resultate die Annahme, dass sie ebenso wie die Neurone mit langem Axenzylinder die Neuroblasten- und bipolare Phase durchmachen; die Ästchen der Nervenverzweigungen und die zarten horizontalen und absteigenden Dendriten treten spät zu Tage. Beim neugeborenen Kinde zeigt noch manche dieser Zellen der plexiformen Schicht eine gewisse radiäre Orientierung und das Überwiegen der aufsteigenden Dendrite, die manchmal bis zur Pia reicht.

Die Entwicklung der Spezial- oder Horizontalzellen der ersten Schicht



habe ich schon bei der Analyse der typischen Rinde beschrieben und bei dieser Gelegenheit die von Retzius entdeckten und von Kölliker und mir bestätigten interessanten embryonären Phasen derselben erwähnt.

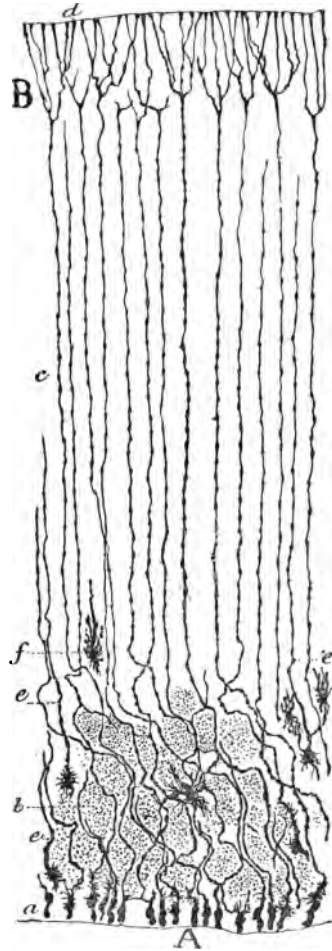
**Entwicklung der Neuroglia.** — Mechanismus und Verlauf ihrer Entwicklung sind dieselben wie die bei der Histogenese des Rückenmarks beschriebenen. Ich erinnere daran, dass die Neurogliazellen nichts anderes als dislozierte Epithelzellen sind und, was speziell das Gehirn betrifft, so finden wir den Beweis hierfür in Präparaten der vor der Geburt stehenden Embryonen der Maus und des Kaninchens. Wie aus Fig. 16, c, ersichtlich, reichen bei der Maus und dem Kaninchen nach der Geburt alle Epithelialzellen nach aussen bis an die Gehirnoberfläche entsprechend den Beobachtungen von Magini und Vignal bei den Säugetieren, Retzius und Kölliker bei der menschlichen Hirnrinde, und enden mit einem Büschel aufsteigender Äste. Jeder dieser Äste zeigt, nach Art der Radiärfasern des Kleinhirns, bei seiner Endigung unter der Pia eine pyramidenförmige Exkreszenz mit nach aussen gerichteter Basis, welche mit den benachbarten in Kontakt tritt und ein allgemeines Häutchen oder eine Decke für die graue Substanz bildet. An ihrem unteren, ungeteilten Ende besitzen die Epithelfasern, nach Magini, gewisse eiförmige Verdickungen, die jedoch nicht, wie dieser Autor glaubt, Kerne darstellen, sondern Protoplasmaanhäufungen. Gegen den achten Tag nach der Geburt verschmälern sich bei der Maus die Radiär- oder Epithelialfasern beträchtlich und die Varikositäten werden kleiner. Am zwanzigsten oder vierundzwanzigsten Tage endlich ist der äussere Fortsatz der Ependymzelle ebenso wie das periphere Büschel resorbiert und es bleibt nur ein äusserer, relativ kurzer, verzweigter Fortsatz zurück, dessen Aste aber nicht mehr über die untersten Teile der weissen Substanz hinausreichen.

Beim Menschen bestehen, wie Retzius gezeigt hat, die Radiärfasern bis nach der Geburt und verschwinden erst später. In meinen Präparaten von dem einmonatigen Kinde trifft man keine Epithelialschäfte mehr in der grauen Substanz, auch keine Reste des submeningealen Endbüschels. Diese Rückbildung vollzieht sich unter allmählicher Verschmälerung und Unterbrechung des Fortsatzes. Seine Reste gehen wahrscheinlich durch Absorption zugrunde.

Lange bevor die Epithelialzellen verschwinden, ist ein grosser Teil derselben bereits nach der Peripherie hin ausgewandert, um sich dort in Neurogliazellen zu verwandeln. In Fig. 16, *e*, bemerkt man einige Epithelialzellen, welche die Ventrikeloberfläche verlassen und sich an verschiedenen Stellen der weissen und grauen Substanz niedergelassen haben. In den oberflächlichen Schichten und besonders in der plexiformen zeigen sehr viel früher dislozierte Epithelialzellen bereits zahlreiche gekräuselte Kollateralfortsätze, neben dem inneren und äusseren radiären, ein Beweis ihrer epithelialen Herkunft. Endlich erscheinen bei den Gefässen und dem Endothel anhaftend gewisse Spinnzellen von zweifelhafter Herkunft. Da alle diese zur Umwandlung in Neurogliazellen führenden Phasen der Dislokation und morphologischen Differenzierung der Epithelialzellen an anderen Stellen von mir eingehend beschrieben worden sind, will ich mich hier dabei nicht weiter aufhalten.

**Parallelismus der phylogenetischen und der ontogenetischen Entwicklung.** — Aus den nun hier vorliegenden Studien über die Entwicklung der Hirnrinde in der Tierreihe und in dem embryonalen und jugendlichen Zustand der Säugetiere ergibt sich, dass die ontogenetischen Phasen der Gehirnpyramide oder psychischen Zelle, wie ich <sup>40)</sup> sie im Hinblick auf die Bedeutung ihrer Tätigkeit bezeichnet habe, ziemlich genau den phylogenetischen entsprechen. In Fig. 17, die aus einer Arbeit

Fig. 16.

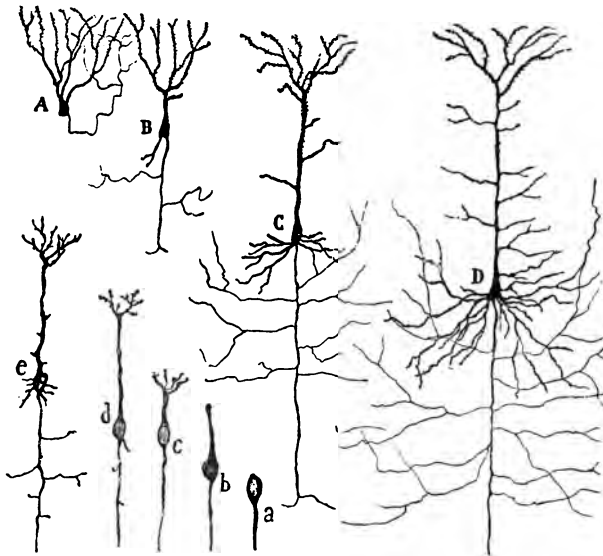


Epithelialzellen und Neurogliazellen der Hirnrinde des wenige Tage alten Kaninchens.

A, Zellkörper der Epithelialzellen; B, periphere Büschel; c, Radiärfasern; d, Bündel weisser Substanz; e, dislozierte Epithelialzellen.

von mir über diesen Gegenstand stammt, offenbart sich diese Ähnlichkeit. Man bemerkt, dass die Neuroblastenphase im Groben den fertigen Zustand der Neurone bei den wirbellosen Tieren reproduziert und wie die Formen, welche das Neuron in der Ontogenie beim Menschen durchläuft, sich sehr denen des fertigen Neurons der Batrachier und Reptilien nähern. Zwar fehlt für manche ontogenetische Phase die phylogenetische Repräsentantin, z. B. für die Bipolarität; aber wir wissen ja, dass die individuelle Entwicklung reicher an Übergangsformen ist als die der

Fig. 17.



Schema zur Demonstration der Ähnlichkeit der Phylogenie und Ontogenie der Gehirnpyramide. A, Pyramidenzelle des Frosches; B, dieselbe von einem Reptil; C, von der Maus; D, vom Menschen; a, Neuroblast; b, bipolare Phase; c, Pyramide mit Büschel; d, mit Basilardendrite; e, mit Nervenkollateralen und Schaftästen.

Spezies; denn jene bildet eine kontinuierliche serienweise Bewegung und diese einen durch die Elimination von Übergangsformen unterbrochenen Prozess.

Derselbe Parallelismus waltet bei den Neurogliazellen ob. Bei den Fischen, Amphibien und Reptilien wird das einzige Neurogliaerüst durch Epithel- und Ependymzellen repräsentiert, welche bei den Vögeln und Säugetieren einer vorübergehenden und sehr frühzeitigen ontogenetischen Phase entsprechen.

### III. ANATOMISCH-PHYSIOLOGISCHE BETRACHTUNGEN ÜBER DAS GEHIRN.

Organisationsplan des Gehirns. — Theorien von Flechsig und Monakow. — Hypothese über den Bauplan des Gehirns (Perzeptionszentren, primäre und sekundäre Erinnerungs- oder Merkzentren. — Einseitigkeit der Erinnerungszentren. — Ökonomische und physiologische Postulate (Einheit des Eindruckes, konzentrische Symmetrie, Zweck der Nervenkreuzungen). — Histologische Theorien über den Schlaf, die Anpassung des Gehirns, die Vervollkommnung der Assoziation, physiologische Kompensationen etc.

Nach der ausführlichen und mühevollen Analyse, welche wir von der Textur der Gehirnrinde gegeben haben, ist es nun an der Zeit, die allgemeineren Resultate zusammenzustellen und, soweit es der noch unvollkommene Stand unseres Wissens gestattet, den Bauplan des Gehirns in eine Formel zu kleiden. Im folgenden Kapitel werden wir uns sogleich mit der Prüfung der angesehensten anatomischen wie histologischen Theorien beschäftigen und dann die vorläufig annehmbarste Hypothese erörtern, bis die Forschung alles erforderliche Material herbeigeschafft hat und eine endgültige Lehre auszugestalten ermöglicht.

#### Anatomische Theorien über das Gehirn.

**Flechsig's Theorie.** — Ich habe schon an verschiedenen Stellen dieses Werkes auf die wichtige anatomisch-physiologische Lehre dieses Forschers hingewiesen; jedoch müssen wir uns jetzt eingehender damit beschäftigen und wollen eine Zusammenfassung der Ideen des berühmten Leipziger Neurologen geben.

Flechsig<sup>41)</sup> erklärt zunächst, dass die Hirnrinde keine homogene Masse ist, sondern sich aus topographisch, histologisch und physiologisch

getrennten Zentren zusammensetzt, die er einteilt in Projektions- oder Perzeptionssphären und in Assoziations- oder Intellektualsphären.

a) Die Projektionszentren entsprechen den sensorischen und motorischen Sphären, wie sie im Gehirn durch die grossenteils übereinstimmenden Arbeiten von Hitzig, Ferrier, Monakow, Munk etc. entdeckt worden sind. Ihre Textur ist von derjenigen der Assoziations-sphären verschieden, aber auch die einzelnen Projektionszentren besitzen voneinander abweichende Struktur. Sie sind anatomisch dadurch charakterisiert, dass sie mit den unteren Zentren (Zwischenhirn, Mittelhirn, Bulbus und Medulla) durch zwei Arten von Projektionsfasern verbunden sind: zentripetale und zentrifugale. Mittelst der zentripetalen oder sensorischen sollen sie von den Sinnesorganen gesammelte Reize empfangen, mittelst der motorischen oder zentrifugalen sollen sie dieselben zu den peripheren Muskelkernen reflektieren.

Dieser Projektionszentren gibt es vier: das sensitiv-motorische, das visuelle, das akustische und das olfaktive, welche sich in den von mir weiter oben bezeichneten Rindengegenden befinden.

b) Die Assoziationszentren besitzen eine spezifische, jedoch unter sich eine gleiche Textur (fünfschichtige Rinde), und ihr charakteristisches anatomisches Merkmal ist, dass sie jene Projektionsbahnen weder aus-senden noch empfangen, sondern sich mittelst zuleitender oder fortleitender Fasern mit den Projektionszentren verbinden. Jede Assoziationssphäre soll daher mittelst der sensorischen zuleitenden Bahnen sämtliche aus den Projektionszentren stammenden sensorischen Erregungen oder die Erinnerungsreste solcher aufnehmen, ebenso wie sie mittelst zentri-fugaler Bahnen auf die sensorischen Sphären bald reflexerregend, bald reflexhemmend einwirken soll.

Die Assoziationszentren nehmen beim Menschen zwei Drittel der Rinde ein, und es gibt ihrer drei: das vordere, über den vorderen Teil des Stirnlappens sich erstreckend, das mittlere, der Reilschen Insel entsprechend, und das hintere, das einen grossen Teil des Occipital- und Temporallappens und fast den ganzen Parietallappen einnimmt.

Die physiologische Hierarchie beider Kategorien von Zentren ist sehr verschieden. Die Projektionssphären, welche der Mensch mit dem Säugetier gemeinsam hat, bilden das animale oder vegetative Gehirn

(Perzeption, motorische Reflexleistungen etc.), während die Assoziations-sphären bei den Nagetieren fehlen, bei den Karnivoren kaum, bei den Primaten etwas mehr entwickelt, bei den letzteren sogar den dritten Teil der Rinde einnehmen, und beim Menschen ausserordentlich ausge-dehnt sind. Bei diesem umfassen sie zwei Drittel der Rinde, und bilden das Substrat für die höchsten psychischen Funktionen (willkür-liche Bewegung, Gedächtnis, Intelligenz, ästhetischer und moralischer Sinn etc.). Das Fehlen der Assoziationszentren bedeutet den Mangel intellektuellen Lebens; daher sind die Nagetiere, welchen sie fehlen, und das neugeborene Kind, bei dem sie noch nicht differenziert sind, nur der Reflexakte fähig. Sie sehen, fühlen, hören und bewegen sich, aber sie denken nicht und sind nicht imstande, durch Einwirkung auf die Projektions- und sensiblen Zentren ihre Tätigkeit zu leiten und ihre motorischen Entladungen zu regulieren.

**Argumente, auf welche sich die Flechsigsche Lehre stützt.** — Obige Ideen stützen sich auf die Resultate der Flechsigschen Methode der successiven Markreifung beim menschlichen Embryo und neugeborenen Kinde. Nach Flechsig verläuft die Markreifung der Nervenbahnen von unten nach oben, vom Rückenmark zum Bulbus und Telen-cephalon, und erst wenn diese Teile organisiert sind, erscheint das Mark in der Hirnrinde. In dieser vollzieht sich die Markreifung auf mehreren physiologisch verschiedenen Wegen; sie beginnt bei den Projektionszentren und ergreift viel später die Assoziationszentren. Bei dem neugeborenen Kinde z. B. zeigen einzig die Projektionszentren des Gehirns markhaltige Bahnen (zentripetale und zentrifugale Fasern) ein Umstand, der die genaue Unterscheidung dieser Zentren voneinander sowohl wie von den assoziativen, noch marklosen Fasern ermöglicht. Im Beginn des zweiten Monats tauchen andere, von den Projektionszentren gegen die benachbarte Assoziationsrinde ziehende Markfasern auf, welche nichts anderes sind als die aus den zuleitenden sensorischen oder projektiven Bahnen entsprungene Kollateralen. Einige Zeit später endlich werden die Assoziationszentren und die zwischen ihnen und den Projektionszentren liegenden Zonen markhaltig, und es erscheinen lange, bogenförmige oder horizontale, zentripetale und zentrifugale Bahnen, welche beide Arten von Zentren zu verbinden bestimmt sind. Nach Flechsigs

Ansicht kann keine einem Assoziationszentrum entstammende Bahn bis in den Stabkranz verfolgt werden und deshalb auch keine die unteren grauen Herde erreichen.

Als Beweis des funktionellen Dualismus der Rinde führt Flechsig an: a) Resultate der vergleichenden Anatomie, welche das Fehlen von Assoziationszentren bei den Nagetieren und niederen Wirbeltieren bestätigen; b) Sektionsbefunde bei geistig hochstehenden Menschen, wobei sich die Assoziationssphären, besonders die hintere, beträchtlich entwickelt zeigten; c) schliesslich verschiedene klinische, mit Sektionsbefunden belegte Beobachtungen (Fall von Heubner, Nothnagel u. a.), bei welchen der durch Hirnläsion bedingte Verlust der optischen oder akustischen Zentren keinen Verlust der entsprechenden Erinnerungen oder Gedankenbildungen zur Folge hatte; was nicht zu verstehen wäre, wenn, was einige annehmen, die der optischen und akustischen Perzeption dienenden Rindenherde an der bezüglichen commemorativen Funktion beteiligt wären.

Diese bedeutende, zugleich in anschaulicher und glänzender Weise dargebotene Theorie Flechsigs rief bei ihrem Bekanntwerden unter den Neurologen, Physiologen und Psychologen eine Bewegung hervor, die sich nur mit der ehemals durch die Zellulärpathologie Virchows oder die bakteriologischen Forschungen Pasteurs bewirkten vergleichen lässt. Es ist daher nicht zu verwundern, dass die neue Lehre alsbald viele Anhänger fand, so in Deutschland Kupffer, Kirchoff u. a., in Belgien van Gehuchten<sup>42</sup>), in Frankreich Jules Soury<sup>43</sup>).

Leider ist heute auf die Phase des vielleicht zu weit gegangenen Enthusiasmus eine nicht weniger extreme Ernüchterung gefolgt und der wachsende Widerspruch droht sogar das anatomisch-physiologische Prinzip des Pluralismus, die Grundlage der Lehre des Leipziger Neurologen zu vernichten. Folgendes sind in kurzem Auszug die hauptsächlichsten, seiner Theorie im Namen der pathologischen Anatomie, der kritischen Methodologie und der Psychologie von Monakow, Déjerine, Siemerling, Mahaim, Vogt u. a. entgegengesetzten Behauptungen.

1. Nach Monakow<sup>44</sup>) sind fast alle von Flechsig für Assoziationszentren gehaltenen Sphären durch Projektionsfasern mit unteren Zentren verbunden. So besitzt die Mehrzahl der Parietalwindungen eine im

Pulvinar endende absteigende Bahn; die zweite Temporal- und die Occipitotemporalwindung sind mit dem hinteren Thalamuskern verknüpft; die zweite und dritte Stirnwindung und ein Bezirk der Insel stehen mit dem inneren Thalamuskern in Zusammenhang usw.

2) Déjerine<sup>45)</sup> bringt gegen Flechsig vor, dass das Türksche Bündel, eine wichtige Projektionsbahn, aus der zweiten und dritten Temporalwindung (nach Flechsig Assoziationsrinde) hervorgeht; dass die Rinden— Rote Kern-Fasern aus dem Parietallappen entspringen, und dass gewisse aus den vorderen und mittleren Regionen des Frontallappens stammende Bahnen, durch den vorderen Teil der inneren Kapsel ziehend, den inneren Kern des Thalamus erreichen. Endlich behauptet er sehr nachdrücklich, dass aus allen oder fast allen Rindenbezirken Projektionsfasern entspringen, welche in verschiedenen Segmenten der Gehirnrückenmarksaxe enden, so dass das anatomische Factum, welches der Flechsigschen Auffassung zur Grundlage dient (Fehlen und Vorhandensein der Projektionsfasern), der Realität entbehrt.

3. Ferrier und Turner<sup>46)</sup> haben in der Occipitalrinde des Affen zwei Arten von aufsteigenden und absteigenden Projektionsfasern gefunden, welche das Gehirn mit dem Thalamus opticus und dem vorderen Vierhügel verbinden. Eine analoge Behauptung stellt Rutishauser auf<sup>47)</sup> der im Frontallappen des Affen ein absteigendes, teils im Thalamus, teils in der Protuberanz endendes Fasernsystem entdeckt hat. Ähnliche Einwände erheben Siemerling<sup>48)</sup>, Vogt<sup>49)</sup>, Mahaim<sup>50)</sup> usw.

Vogt vor allem führt gegen Flechsig nicht nur Gründe anatomischer, sondern auch solche physio-psychologischer Art an und erklärt, die gegenwärtige Psychologie erfordere zum Verständnis des emotionellen Parallelismus der intellektuellen Vorgänge ein Projektionssystem, das ein unmittelbares Zusammenwirken der Assoziationszentren mit den subkortikalen motorischen Zentren gestatte. Die anatomisch-physiologische Lehre der Assoziationszentren entbehre jedes psychologischen Wertes, schon weil für die Erklärung des Mechanismus der psychischen Vorgänge allein von der feinen Rindenhistologie wirksame Unterstützung kommen könne, und er hält daher die Begründung einer Cellularpsychologie, die diesem Zweck entspreche, für notwendig.



Nicht weniger nachdrücklich sind die gegen Flechsig's embryologische Methode erhobenen Bedenken.

Déjerine sieht einen Mangel an Logik darin, das Vorhandensein von Projektionsbahnen in der Assoziationsrinde einzig deshalb zu verneinen, weil sie sich in den ersten Monaten nach der Geburt nicht entwickeln, als wenn dieselben nicht später auftreten könnten. Speziell die Unzuverlässigkeit der Methode der progressiven Markreifung für die Begründung der Flechsig'schen Ansicht wird von Siemerling, Vogt und besonders Monakow betont.

Nachstehend einige Bemerkungen.

a) Für die Rechtfertigung der Flechsig'schen Schlussfolgerungen wäre es nötig, dass die Projektionsbahnen sich immer vor den assoziativen, die peripheren vor den zentralen, und die sensiblen vor den motorischen entwickeln. Indess zeigen die Untersuchungen von Monakow, Vogt, Siemerling und zum Teil diejenigen Righettis, Westphals und anderer, dass diese Regel so viele Ausnahmen hat, dass sie fast ihre ganze Bedeutung verliert. Zum Beispiel beobachtet man im Gehirn gleichzeitig mit dem Erscheinen von Radiärfasern in den sensorischen Zentren bereits zahlreiche Assoziationsmarkfasern, deren Verlauf sich nicht verfolgen lässt, welche Schwierigkeit noch der Umstand erhöht, dass das Mark an jeder beliebigen Stelle des Verlaufes der Fasern aufzutreten beginnt und nicht, wie Flechsig behauptet, in der Richtung der Leitung.

b) Im Rückenmark, wo die Untersuchung leichter ist als im Gehirn, ist es ebenso wenig erwiesen, dass die Projektionsfasern den assoziativen, die sensiblen den motorischen voraufgehen. So führen Monakow, Treppinski, Giese, Westphal u. a. Beobachtungen an, wo gleichzeitig mit den Wurzeln des menschlichen fötalen Rückenmarks die Fasern der vorderen Kommissur und die Strangfasern Mark erhalten, und zwar noch bevor die motorischen und sensiblen Spinalnerven selbst solches besitzen.

c) Nach Westphal trifft es sich oft, dass der Optikus (ein Neuron erster Ordnung) zur gleichen Zeit oder sogar später als die Optikuswurzeln (Neuron zweiter Ordnung) markhaltig wird.

d) Monakow hat am Gehirn Windungen beobachtet, deren Assoziationsbündel eher markhaltig sind als die entsprechenden projektiven.

Alle diese Tatsachen sind für die Flechsig'sche Theorie von schwerwiegender Bedeutung, weil sie dem Gesetze der Markreifung, auf dem sich seine Lehre aufbaut, d. h. dem allgemeinen Postulat, dass das Mark sich konform dem Auftreten der Funktionen bildet, die Gültigkeit zu entziehen geeignet sind.

Unter Beantwortung dieser Angriffe, deren einige zu kräftig sind, um unbeachtet bleiben zu können, hat Flechsig<sup>51)</sup> seine Lehre modifiziert. Als Resultat neuer embryologischer Untersuchungen erkennt er das Vorhandensein von Projektionsfasern in den Assoziationszentren an, wenngleich ihre Zahl hier geringer sei als in den sensorischen Sphären. Ausserdem teilt er die Assoziationszentren, nach dem Zeitpunkt ihrer Markbildung, in zwei Kategorien: 1. spätreifende oder terminale embryonale Zentren, die mindestens einen Monat nach der Geburt Mark empfangen, und 2. embryonale Zwischenzentren, die zwischen jenen und den Projektionszentren liegen und in denen das Mark zurzeit der Geburt erscheint. Zusammen beträgt die Zahl aller in neuester Zeit von Flechsig differenzierten Zentren, einschliesslich der projektiven, 40; doch hält er diese Zahl nicht für die endgültige.

Unter die zuletzt gefundenen Projektionszentren rechnet er das Ammonshorn, das Subikulum und einen Teil des Gyrus fornicatus, Rindenbezirke, die, wie sich aus meinen Untersuchungen ergibt, keine Riechfasern erster Ordnung (direkte), sondern solche zweiter empfangen. Diese Tatsache ist deshalb interessant, weil sie beweist, dass die Organe, welche zu gleicher Zeit Mark bilden, nicht immer derselben funktionellen Kategorie entsprechen. Im übrigen besteht Flechsig auf der Realität der Gesetze der Markbildung und führt die Haupteinwände, die gegen seine Lehre gemacht wurden, auf Irrtümer in der Interpretation zurück. Um nur ein Beispiel zu zitieren: Das Türksche Bündel, eine sphenoidale Projektionsbahn, soll nicht, wie Déjerine behauptet, aus der zweiten und dritten Temporalwindung, sondern aus der ersten entspringen und daher die Projektionsbahn des Akustikuszentrums vorstellen.

**Monakows Theorie.** — Die vorwiegend mit der Guddenschen Methode ausgeführten anatomisch-pathologischen Untersuchungen dieses Gelehrten haben ihn dazu geführt, in Übereinstimmung mit den physio-

logischen Beobachtungen Hitzigs, Munks und Ferriers und den anatomisch-pathologischen von Beever, Langley etc. die Rinde als in bestimmte Zentren geteilt zu betrachten. Alle diese Zentren (taktiles, optisches, akustisches, olfaktives, sowie andere noch unbekannte Funktionen) besitzen aufsteigende und absteigende Projektionsfasern, mit dem Unterschied, dass bei den einen diese Bahnen, kortizipetale und kortizifugale, bis ins Rückenmark gelangen, bei den andern stufenweise in den verschiedenen Ganglien des Thalamus, des Mesozephalons, der Protuberantia etc. enden. Z. B.: das Sehzentrum verbindet sich mittelst zentripetaler und zentrifugaler Fasern mit dem Corpus geniculatum externum; das Hörzentrum mit dem internum; das Tast- oder sensible Zentrum mit den unteren-seitlichen Teilen des Thalamus etc.

Neben diesen Rindenzentren jedoch, welche die phylogenetisch ältesten sind, sollen noch andere, jüngere, nur den Säugetieren eigentümliche existieren. Diese entsprechen teilweise den Assoziationszentren Flechsig's. In sie strahlen aus: die Fasern anderer Thalamusbezirke, sowie die aus dem Kleinhirn, den grauen Kernen der Protuberanz, der Substantia nigra, dem roten Kern etc., deren physiologische Bedeutung wenig bekannt ist.

Diese accessorischen Rindenbezirke sollen ebenfalls zentrifugale und zentripetale Fasern besitzen, obgleich die ersteren, im weiteren Sinne motorischen, vielmehr in den von Flechsig als projektiv bezeichneten Zentren, und besonders in den taktilen vorwiegen sollen. Jedoch werden alle diese Fasern im Gehirn von den assoziativen in den Hintergrund gedrängt, welche der Verbindung der verschiedenen Gehirnprovinzen untereinander dienen.

Die Monakowsche Lehre also, mit welcher sich im wesentlichen die Auffassung Déjerines im Einklang befindet, nähert sich in vielen Punkten derjenigen Flechsig's, da der Züricher Neurologe mehr oder weniger bestimmt zwei Arten von Rindenzentren annimmt und bestätigt, dass die alten, phylogenetischen Bezirke mehr Projektionszentren besitzen als die neuen, den Assoziationszentren entsprechenden. Die Verständigung ist also zwischen beiden Doktrinen möglich, zumal seit Flechsig das Vorhandensein von Projektionsfasern in seinen Assoziationszentren

anerkannt und ihre Bedeutung als Unterscheidungsmerkmal eingeschränkt hat. \*)

**Meine Theorie.** — In Wirklichkeit ist es bei dem gegenwärtigen Stand unseres Wissens nicht möglich, eine definitive Theorie von der architektonischen und dynamischen Anlage des Gehirns aufzustellen. Es fehlen uns noch viele genaue histologische Angaben über die Assoziationszentren Flechsig's, ebenso wie die anatomisch-physiologische Bestimmung der kortikalen Verbindungen zahlreicher Herde des Thalamus, des Mesocephalons und der Protuberanz. Nichtsdestoweniger darf man das, wenn auch unvollständige positive Material unserer augenblicklichen Kenntnisse für eine vorläufige anatomisch-dynamische Synthese, gewissermassen eine Verständigung zwischen den Lehren Monakows, Déjerines und Flechsig's verwerthen, bis das physiologische Experiment, die Histologie und die pathologisch-anatomische Forschung die erforderlichen Daten gesammelt haben werden. Da wo exakte anatomisch-physiologische Tatsachen gefehlt haben, sind wir, um einige Lücken zu füllen, auf die Lehre der Psychologie zurückgegangen, denn wie Vogt zutreffend bemerkt, sind gegenwärtig die Phänomene des Bewusstseins besser gekannt als der Bau des Gehirns, und die Wissenschaft von der Seele kann diejenige vom Gehirn eher wirksam unterstützen als umgekehrt. Ich brauche nicht erst zu sagen, dass ich nicht im geringsten beanspruche, meinen Vermutungen die Bedeutung eines Dogmas beizulegen; in der Wissenschaft ändern sich die Meinungen mit der wachsenden Häufung der Tatsachen, und diese können wir nicht voraussehen. Unsere Wissenschaft würde sehr glücklich sein, wenn sie mit den kommenden Errungenschaften in Widerspruch geratend, einige der Lehren, auf welche sie sich stützt, retten könnte.

Meine Theorie umfasst die folgenden Punkte: 1. mindestens dreifache Einteilung der Gehirnzentren; 2. Vorhandensein von zentrifugalen Projektionsfasern in allen diesen; 3. Doppelseitigkeit der Perzeptions-

---

\*) In einer Erweiterung seiner Lehre (Neurolog. Zentralbl. 1898) stellt Flechsig fest, dass er den Radiärfasern niemals grosse Bedeutung für die anatomische Differenzierung seiner beiden Arten von Zentren beigemessen habe, und sogar zu der Vermutung gelangt sei, dass auch die Assoziationszentren mit nach den unteren Zentren absteigenden Kollateralen versehen sein könnten.

zentren, Einseitigkeit der primären und sekundären Erinnerungs- oder Merkkentren; 4. Bestehen der Projektion der sensorischen Zentren in den optischen und taktilen Erinnerungszentren; 5. physiologische und teleologische Postulate etc.

1. Existenz von drei Arten von Rindenzentren. — Dass die graue Rindensubstanz Sphären von verschiedener dynamischer Hierarchie enthält, bezeugen zahlreiche Tatsachen und Gründe, die teilweise schon von Flechsig angeführt worden sind, nämlich:

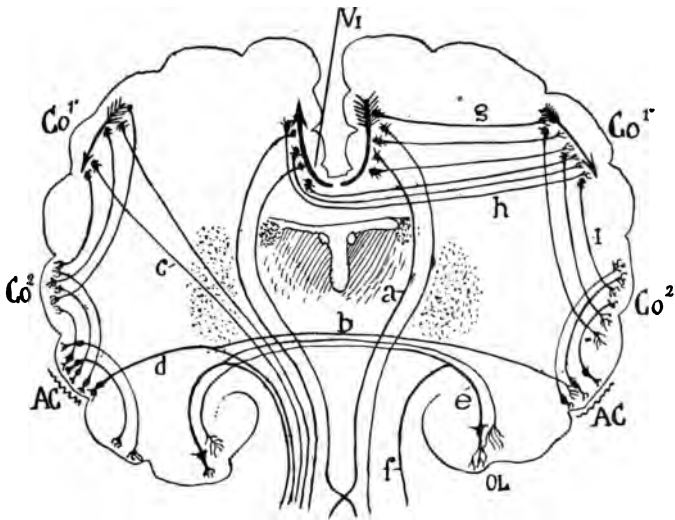
a) Es gibt in der Literatur eine Unmenge von klinischen Fällen, bei welchen der umschriebene Verlust einer Perzeptionssphäre (optische, akustische, taktile usw.) während des Lebens die entsprechende Wahrnehmung, aber nicht die zugehörigen Erinnerungsbilder und Ideen aufhob.

b) In gleicher Weise kennt man Fälle mit Läsion von dem Seh- oder Hörzentrum benachbarten Windungen, wobei weder Seelenblindheit noch -Taubheit bestand, sondern Erinnerungsschwäche und Lähmung der Funktion des Wiedererkennens der Objekte. Man erinnere sich z. B. an die von Wilbrand berichteten Fälle, in denen die Läsion der äusseren Occipitalwindungen beim Menschen einzig von der Störung des optischen Gedächtnisses und der Fähigkeit des Wiedererkennens begleitet war. Analoge Phänomene beobachtet man beim Hunde (nach Gomez Ocaña und anderen), wenn ein Teil des Parietallappens exstirpiert wurde.

c) Die drei Sprachzentren, nämlich das Zentrum der Bewegungsvorstellungen der Artikulation (Brocasche Windung), das der akustischen Bilder der Sprache (hinterer Teil der ersten Temporalwindung) und das der optischen Bilder der Sprachzeichen (Gyrus angularis), sind keine Perzeptionssphären, sondern solche der Erinnerung und der Wiedererkennung von Bildern. Bekanntlich ist das Individuum, welches infolge Läsionen irgend eines dieser Zentren die Erinnerung an die motorischen, akustischen oder optischen Vorstellungen der Sprache verloren hat, weder taub, noch blind, noch gelähmt; es mangelt ihm einzig an dem Verständnis der Worte. Diese repräsentieren für dasselbe völlig neue Objekte, welche es erlernen muss wie ein Kind. Dies beweist also, dass drei Arten von kommemorativen Zentren existieren, optische, akustische und sensitiv-motorische, die von den entsprechenden Perzeptionzentren vollständig getrennt sind.

2. Die histologische Forschung kommt ebenfalls dieser Unterscheidung zu Hülfe, indem sie lehrt, dass die Perzeptionsrinde eine spezifische, von der commemorativen Rinde verschiedene Textur besitzt. Die letztere, die, wie wir gesehen haben, in jeder Perzeptionssphäre beträchtliche Abweichungen zeigt, hat solche sehr wahrscheinlich auch in den einzelnen commemorativen Sphären. Einen Beweis hierfür finden wir im Ammonshorn, dem sekundären Erinnerungsfeld der Riechfunktion,

Fig. 18.



Schema zur Darstellung der drei Arten von Zentren der Gehirnrinde, entsprechend den Sinnesfunktionen.

$V_1$ , perzeptives Sehzentrum;  $Co_1$ , optisches Erinnerungsfeld erster Ordnung;  $Co_2$ , Erinnerungsfeld zweiter Ordnung, in welchem sich Elemente verschiedener Sinneskategorien vereinigen;  $AC$ , perzeptives Hörzentrum;  $OL$ , perzeptives Riechzentrum;  $a$ , Projektionsfasern des optischen Perzeptionszentrums;  $c$ , Projektionsfasern des optischen Erinnerungsfeldes;  $b$ , vordere Kommissur.

dessen Struktur von derjenigen nicht nur der olfaktiven Perzeptionsfelder, sondern aller übrigen Erinnerungssphären abweicht.

3. Die Wahrnehmung, soweit sie eine Kopie der Aussenwelt ist, unterscheidet sich ausserordentlich von der einfachen Erinnerung, und es ist nicht anzunehmen, dass ein und dasselbe Organ zwei so ungleichen Funktionen dient. In der Tat ist die indirekte Vorstellung oder die Erinnerung nicht eine abgeschwächte Copie der Wahrnehmung, sondern,

wie Wundt sagt, ein neuer psychischer Vorgang, beeinflusst und modifiziert durch den Willen, den Gemütszustand, durch vorangehende Empfindungen und Ideen etc. Das wachgerufene Erinnerungsbild zeigt sich uns unbestimmt, fragmentär, mit Vereinfachungen und Lücken, welche es etwas schematisch und synthetisch erscheinen lassen, ähnlich den sogenannten zusammengesetzten oder Familienphotographien. Überdies pflegt die Erinnerung ein Willensakt zu sein, dem das Bestreben des Suchens vorausgeht, besitzt weniger individuellen als generellen Charakter (sie kopiert in Wirklichkeit eine chronologische Serie von Eindrücken desselben Gegenstands) und verbindet sich mit einem Gefühl der Innerlichkeit, der Konsubstantialität mit dem Subjekt (dem Ich), die der Wahrnehmung (dem Nicht-Ich der Philosophen) gänzlich fehlt, welche letztere sich uns immer wie etwas Zufälliges, uns Fremdes und von unserem Willen Unabhängiges bietet.

4. Endlich ist es a priori wenig wahrscheinlich, dass die Natur, welche das Prinzip der Arbeitsteilung so treu bewahrt, dasselbe gerade bei dem am meisten differenzierten und vollkommensten Organ aufgeben und so verschiedenartige Tätigkeiten wie die Wahrnehmung und die Erinnerung einer und derselben Kategorie von Neuronen überlassen sollte.

**Primäre und sekundäre Erinnerungs- oder Merkzentren.** — Es gibt wahrscheinlich zwei Arten von Erinnerungszentren: primäre, in denen die Residuen der Objektwahrnehmung abgelagert sind und die Wiedererkennung der neuen Eindrücke, vermutlich auch die feineren intellektuellen und Willensvorgänge (Identifikation, Unterscheidung, Begehren etc.) stattfinden; und sekundäre, wo die Residuen von Residuen oder vielleicht die kombinierten Erinnerungsbilder deponiert sind, die nicht mehr bloss eine vereinfachte Kopie eines Gegenstandes der Aussenwelt, sondern eine Synthese von zu verschiedenen primären Erinnerungsbildern gehörenden Elementen sind. Diese neuen den Ideen der Philosophen entsprechenden Vorstellungen haben fast gänzlich ihren projektiven und räumlichen Charakter verloren und erscheinen uns eben deshalb wie losgelöst von der äusseren Wirklichkeit und als reines Produkt der Tätigkeit des Ich. In diesen Zentren oder vielleicht in anderen noch höher entwickelten (tertiäre, kommemorative oder Merk-

zentren?) könnten sich auch die Erzeugnisse der wissenschaftlichen, konstruktiven Gedankenarbeit und die Schöpfungen der schriftstellerischen Phantasie, d. h. alle jenen komplizierten und systematischen Gedankengebilde ablagern, die sich auf Überlegung, Forschung und Erfahrung aufbauen (Fig. 18, *Co*<sup>2</sup>).

Die Gründe, welche für diesen Dualismus der kommensorativen Sphären sprechen, sind:

1. Wir kennen verschiedene anatomische und klinische Beobachtungen, welche auf dynamische Unterschiede und Kategorien in den Assoziationssphären Flechsigs weisen. Z. B. hat Letzterer bemerkt, dass jede intellektuelle oder assoziative Sphäre Felder von verschiedener anatomischer Bedeutung umfasst: die intermediären, in der Nähe der Perzeptionsherde gelegenen, deren Entwicklung relativ früh vor sich geht; und die Schlussphären, die spätesten von allen und nur dem Menschen und den Primaten eigentümlich. Die ersteren könnten sehr wohl den primären kommensorativen Zentren, die letzteren, sich später entwickelnden, den sekundären entsprechen.

2. Déjerine erwähnte Fälle von Aphasie, bei denen die Sprachzentren (Merkzentren erster Ordnung) zerstört, die Vorstellungen aber nicht verloren gegangen waren; der Kranke dachte, wenn Anlass zum Nachdenken gegeben war, nicht mit Wortbildern, sondern mit komplizierten Vorstellungen, zum Unterschied von dem Vorgange bei Aphasie durch Läsion von subkortikalen oder assoziativen Bahnen, wobei die Kranken in Symbolen der Sprache denken. Dies beweist, dass die Ideen in Regionen des Gehirns ihren Sitz haben, die von den einfachen kommensorativen verbalen Zentren verschieden sind.

3. Meine anatomischen Studien über die Riechzentren (bei Nagetieren und Karnivoren) beweisen, dass die für die Aufnahme der Geruchseindrücke bestimmte Gehirnregion aus folgenden drei von der Peripherie zum Zentrum stufenförmig aufsteigenden Feldern besteht: 1. untere sphenoidale Rinde oder perzeptives Riechfeld, welches Fasern aus der äusseren Riechwurzel empfängt; 2. obere sphenoidale Rinde und Präsubikulum, welche Riechfasern aus dem Perzeptionsfeld erhalten; 3. Ammonshorn und Fascia dentata, die Fasern aus der oberen sphenoidalen Rinde beziehen. Gemäss der Theorie von Flechsig stellen diese beiden



Anatomen öfter Degenerationen des Balkenspleniums beim Menschen nach Läsion der Fissura calcarina und der benachbarten Felder nachgewiesen, auch ich habe Gelegenheit gehabt (bei Maus und Kaninchen) Balkenfasern in beiden Projektionszentren, dem optischen und dem sensitiv-motorischen, entspringen zu sehen (Fig. 20, A). Die Perzeptionszentren des Geruchs (Sphenoidalrinde usw.) besitzen bekanntlich eine starke Kommissur: die vordere.\*)

Ogleich über den Sitz der sekundären Vorstellungen Angaben fehlen, so ist doch anzunehmen, dass sie ebenfalls einseitige sind. Aber da sich dieselben aus primären kommemorativen Elementen bilden, welche über die ganze Rinde verbreitet sind, so ist es ebenso sehr wahrscheinlich, dass die Hirnfelder, welche sie enthalten, mit allen sekundären Markfeldern beider Seiten in Verbindung stehen, sowohl durch assoziative gleichseitige wie anderseitige oder Balkenfasern. Der noch hypothetische Charakter dieser Felder hält mich jedoch von anderweitigen Betrachtungen ab.

Die Merk- wie die Perzeptionszentren besitzen Projektionsfasern. — Dies ist erwiesen durch die übereinstimmenden Ergebnisse der Klinik, der Experimentalpathologie und der normalen Anatomie und wird neuerdings auch von Flechsig selbst versichert, obgleich mit der Einschränkung, dass die Zahl dieser Leitungsbahnen in den Perzeptionszentren beträchtlich, in den assoziativen gering ist (Fig. 18, c).

Ich selbst kann den von Déjerine, Monakow, Siemerling, Vogt usw. beim Menschen und den gyrenzephalen Säugetieren gemachten, übereinstimmenden Beobachtungen folgende zwei bei den Nagetieren gewonnene hinzufügen.

1. Bei Kaninchen, Meerschweinchen und Maus senden alle Rindengenden ohne Ausnahme absteigende Fasern aus, welche durch das Corpus striatum ziehen und bis in die Medulla gelangen oder in den

---

\*) Da die hauptsächlich primären kommemorativen Zentren in der linken Hirnhemisphäre zu liegen scheinen, muss man annehmen, dass die mnemonische und ideographische Differenzierung in dieser Hemisphäre beginnt und später nach rechts fortschreitet, woselbst in der Jugend Reservegebiete für späteren geistigen Erwerb bestehen könnten. Bei den Linkshändigen würde die Differenzierung der kommemorativen Sphären umgekehrten Verlauf nehmen.

Zentren des Thalamus, Mesozephalons und Pons usw. Halt machen. In einigen Fällen repräsentieren, wie ich früher bemerkte, diese Projektionsfasern Bifurkationsäste von assoziativen Markfasern.

2. Sogar die offensichtlich assoziativen oder Merksphären (im Sinne des Fehlens direkter sensorischer Fasern), wie die Zwischenhemisphärenrinde und das Ammonshorn, besitzen motorische Bahnen (Fornix longus Forels, und die Columnae anteriores des Fornix).

Es gibt drei Arten von Projektionsfasern: 1. absteigende motorische, d. h. für die motorischen Kerne der Medulla oder für motorische Zwischenkerne des Thalamus, des Mittelhirns, des verlängerten Marks usw. bestimmte; 2. absteigende sensorische (Fig. 19, *a*), welche in den sensorischen Kernen des Thalamus (dem sensiblen, dem olfaktiven, dem inneren und äusseren Corpus geniculatum usw.) enden; 3. aufsteigende sensorische oder thalamo-kortikale Fasern, welche die sensorischen Zentren des Thalamus und Mittelhirns mit der Hirnrinde verbinden (Fig. 19, *b*).

**Unterschiede der perzeptiven und Merkzentra hinsichtlich ihrer radiären oder projektiven Fasern.** — Es ist sehr möglich, dass beide Arten von Zentren zuleitende und wegleitende spezifische Fasern haben; jedoch betrachtet bei dem gegenwärtigen Stande unseres Wissens die Anatomie als sicher nur die zuführenden, aufsteigenden Fasern.

In der Tat beruht, wie ich bei den Nagetieren nachgewiesen,<sup>51)</sup> der Unterschied darauf, dass die Perzeptions- oder Projektionszentra sensorische Fasern empfangen, die aus den gleichnamigen Thalamuskernen stammen, während die assoziativen oder Merkzentra dieselben nicht besitzen; hier sind sie durch sensorisch-kommemorative, aus den Perzeptionszentren entsprossene Leitungen ersetzt (Fig. 18, *g, h*).

Für wahrscheinlich, aber nicht erwiesen halte ich folgende Sätze über die absteigenden Projektionsfasern: a) die Perzeptionszentren verbinden sich mit den sensorischen Thalamuskernen mittelst sensorischer absteigender Fasern (Bahnen der erwartenden Aufmerksamkeit, wie ich sie an anderer Stelle bezeichnet habe). Diese Verbindungen dürften in den commemorativen Zentren fehlen. b) Es gibt zwei Arten motorischer Fasern: die langen oder direkten (Pyramidenbahn und ähnliche), welche die kortikalen perzeptiven Felder mit den peripheren motorischen Stationen verbinden (vielleicht mittelst eines Strang-, Medullar- oder Bulbärneurons);

und die kurzen, indirekten, welche aus den commemorativen Zentren stammen und in den intermediären motorischen Kernen des Thalamus, des Mittelhirns und der Protuberanz enden, deren Neurone den Hirn-

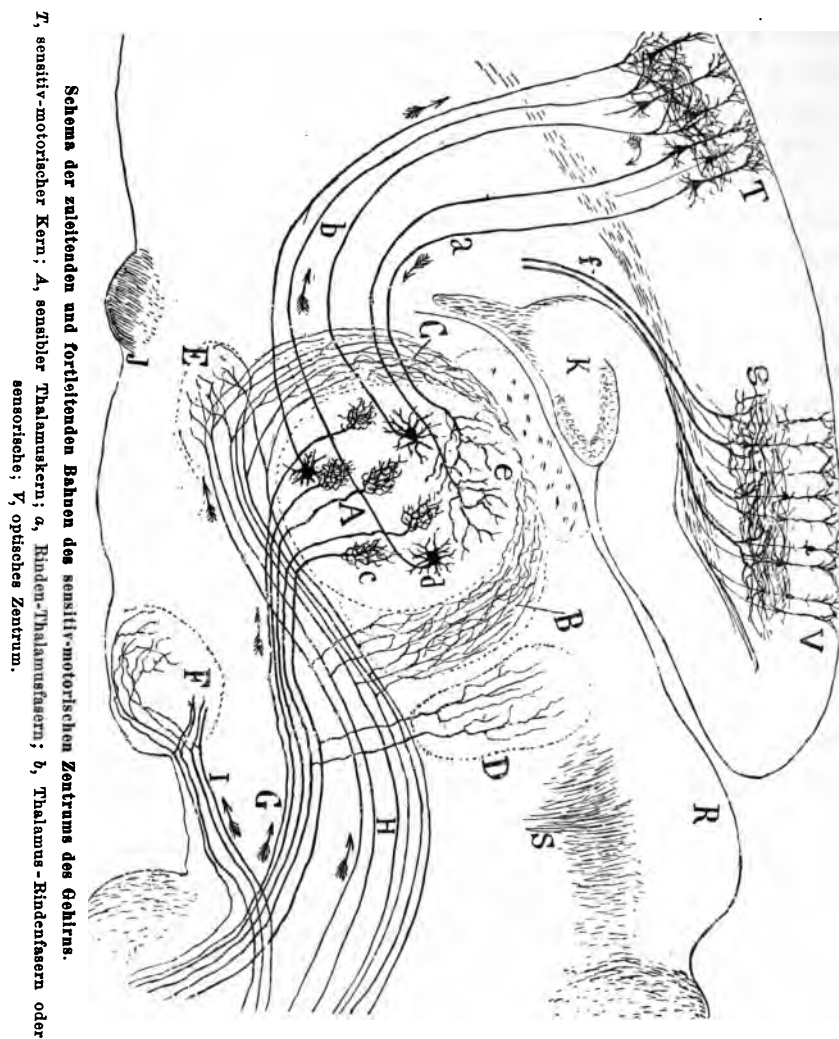


Fig. 19.

impuls zu den peripheren motorischen Neuronen weiterbefördern. Die ersteren, kortiko-motorischen Bahnen dürften reflektorischen Charakter haben, die letzteren die Bahn für die willkürlichen und die emotionellen

Bewegungen darstellen und das Werkzeug unserer Ideen und überlegten Handlungen sein.

Zwischen beiden Arten von motorischen Bahnen dürften Übergänge existieren, d. h. einige direkte oder lange motorische Fasern dürften auch Kollateralen in die motorischen Herde unterhalb des Thalamus und in der Protuberanz senden. Diese gemischten Bahnen, am meisten entwickelt bei den Nagetieren, viel weniger beim Menschen (man erinnere sich an die bei letzterem beobachtete Einrichtung besonderer, von der kollateralen Ponsbahn der Nagetiere verschiedener Rinden-Protuberanzbahnen usw.) würden die erste Phase der anatomischen und funktionellen Differenzierung der motorischen Rindenbahnen sein.

Als Beispiele dieser beider Arten motorischer Bahnen führe ich an: die aus der sensorischen, taktilen Rinde stammende Pyramidenbahn, und die vorderen Säulen des Fornix, eine Projektionsbahn des Ammons-horns (sekundäres kommemoratives Zentrum), deren Fasern sich mit verschiedenen unteren Herden verbinden (Septum pellucidum, kleiner Kern der Stria thalamica, Corpora mammillaria usw. usw.).

**Assoziative sensorisch-kommemorative und interkommemorative Bahnen.** — Zwischen den Perzeptions- und den Assoziationszentren hat Flechsig zwei Klassen von assoziativen Fasern angenommen: zentripetale und zentrifugale. Mittelst der ersteren, von denen schon weiter oben die Rede war (Fig. 18, *g, h*) sollen die optischen und akustischen Residuen von den Perzeptionszentren zu den kommemorativen geleitet, mittelst der letzteren die intellektuellen Sphären befähigt werden, auf die Tätigkeit der perzeptiven Sphären erregend, anspannend oder hemmend zu wirken.

Tanzi, welcher das Vorhandensein beider Klassen von Leitungen annimmt, erklärt mit der Existenz der zweiten (mnemoperzeptiven) die halluzinatorischen Vorgänge<sup>53</sup>). Wenn die Halluzinationen aus der krankhaften Tätigkeit der perzeptiven Zentren (z. B. des optischen) hervorgehen, so soll das projizierte Bild in der Mehrzahl der Fälle hemianopisch sein; denn es sei nicht anzunehmen, dass der chemische Reiz (Toxin bei Infektionsfieber, Alkohol) gleichzeitig und gleichförmig in beiden Hemisphären wirkt. Die nach aussen projizierte Vorstellung soll eine Art Regression erleiden, indem sie durch die mnemoperzeptiven Fasern

zum Perzeptionszentrum verläuft und die Empfindung mit ihren beiden wesentlichen Attributen sich aufs Neue reproduziert: mit der Projektion oder Veräusserlichung und dem, in diesem Falle illusorischen, Glauben, dass sie durch ein ausser uns gelegenes wirkliches Objekt hervorgerufen sei.

Nach meiner Meinung könnte man auf dieselbe Weise die Halluzinationen des Traums erklären, dessen Vorstellungen das volle Relief, die volle Stärke und Farbe der Wahrnehmung\*) besitzen.

Indess, ausser diesen perzeptiv-kommemorativen Bahnen, zwingen uns die Gesetze der psychologischen Assoziation zur Annahme von Verbindungsbahnen zwischen den verschiedenen kommemorativen Zentren. Diese müssen zweierlei Art sein: a) sekundäre interkommemorative Bahnen, für die Assoziation der Ideen oder kombinierten Vorstellungen; b) primär-sekundäre intermnemonische Bahnen, für die Verknüpfung der primären kommemorativen Sphären mit den ideellen, sekundären. Beide

---

\*) Erfahrungen beim Hypnotismus und Selbstbeobachtungen, auf deren Einzelheiten ich hier nicht eingehen kann, haben mich davon überzeugt, dass beim Traume (Entladung der sekundären und tertiären kommemorativen Zentren, welche durch Arbeit bei Tage nicht ermüdet wurden) die optischen Vorstellungen ein vollkommenes Relief und eine richtige, wenn auch im Verhältnis zur Wahrnehmung blasse Farbe haben. Wer träumt, nimmt, in welcher Stellung er sich auch befinden mag, die Objekte im Raume wahr, wie wenn er wach wäre, d. h. in der Verlängerung der Augenachsen; ein deutlicher Beweis, dass die perzeptiven Zentren mit einer Art retrograder Tätigkeit in Funktion treten, wenn auch die imaginative Konstruktion in den kommemorativen Sphären vor sich geht. Wenn an Stelle der erwähnten zwei Bahnen man nur die zentripetalen (sensorisch-kommemorativen) zulässt, so würde der halluzinatorische Vorgang, wie auch Tanzi betont, sich in diesem Falle durch die Annahme der Umkehrung des Gesetzes der dynamischen Polarisation erklären. Ausserdem dürfte beim Traum das Phänomen des Halluzinierens nicht durch eine von aussen stammende chemische Erregung entstehen, sondern aus der blossen Energieüberfüllung aller jener ideographischen Bezirke, die durch früh entwickelte und daher sehr feste Leitungen verbunden sind, Bezirke, die lange Zeit untätig geblieben waren. Aus diesem Grunde liefern die Ereignisse und Beschäftigungen des täglichen Lebens dem Traum selten Stoff, sehr häufig dagegen Szenen und Gemütsbewegungen der Kindheit und Jugend, die in Zentren lokalisiert sind, welche nicht infolge übermässigen Gebrauchs der Erinnerung ermüdet sind. Was die Inkongruenz des Traumes anlangt, so dürfte sie auf dem Umstande beruhen, dass die ermüdeten kommemorativen Zentren und namentlich die an der kritisierenden Arbeit beteiligten, an der plastischen oder imaginativen, synthetischen Tätigkeit nicht teilnehmen.

Assoziationssysteme dürften gleichseitige und anderseitige Markfasern enthalten.

Die vorstehenden Hypothesen, nach welchen die ganze Hirnrinde von Perzeptions- oder von kommemorativen Sphären verschiedener Hierarchie okkupiert ist, legen folgende Frage nahe: Könnte nicht das menschliche Gehirn neben diesen Sphären auch noch intellektuelle, höhere Bezirke enthalten, in denen sich das Ichbewusstsein spiegelt, das höchste Urteilsvermögen und die Funktion der Aufmerksamkeit und Assoziation ihren Sitz hat? Die Frage ist schwer zu beantworten, und noch schwerer ist es, gewagte Vermutungen zu vermeiden, die unfehlbar der vernichtenden Kritik preisgegeben wären. Und dennoch vermag ich angesichts dieses tiefen Geheimnisses den Gedanken nicht zurückzuhalten, dass das Verlangen, das Ichbewusstsein sowie die intellektuelle Tätigkeit, den Willen usw. in bestimmte Organe zu verlegen, eine Chimäre ist. Der Intellekt ist nicht die Frucht der Arbeit eines bevorzugten Zentrums, sondern das Resultat des Zusammenwirkens einer grossen Zahl primärer und sekundärer kommemorativer Sphären. Von der rein organischen Seite betrachtet, besteht die intellektuelle Reaktion in der Schöpfung einer dynamischen Verknüpfung zweier, wenig oder garnicht zueinander in Beziehung stehender Vorstellungen, subjektiv betrachtet, vollzieht sie sich durch den Glauben (mittels Sprachsymbole formuliert oder nicht), dass der im Gehirn errichtete dynamische Zusammenhang positiv einem Verhältnis der Aufeinanderfolge, des Nebeneinanders oder der Inhärenz zwischen zwei oder mehreren Vorgängen der Aussenwelt entspricht. Die Aufmerksamkeit wie das Gefühl und Bewusstsein sind dynamische Seiten- und in gewissem Sinne accessorische Prozesse jener Beziehungstätigkeit, da es sowohl bei den Tieren wie beim Menschen zahlreiche, völlig kongruente und auf ein Ziel gerichtete Reflexakte gibt, die nicht von diesen Nebenerscheinungen begleitet sind.

Damit will ich den Reflexakt oder den Instinkt nicht mit dem Denkprozess identifizieren. Jene sind konstante, im allgemeinen unmittelbare Reaktionen, deren Auslösung keine willkürlichen Anpassungsbestrebungen erfordert, dieser stellt eine mittelbare Reaktion dar, die gewissermassen für jede Person spezifisch ist und von dem Gefühl eines

Strebens begleitet wird, von einem Etwas wie das Gefühl einer motorischen Tätigkeit, darauf gerichtet die lose verknüpften Neurone aneinanderzuketten und zu knüpfen.

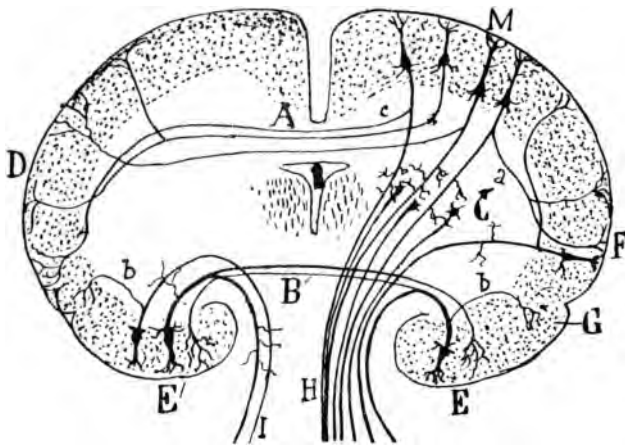
Der der Gehirntätigkeit anhaftende Charakter des Bewussten oder Unbewussten hängt vielleicht, wie einige behaupten, von dem grösseren oder geringeren Aufwand von lebendiger Kraft ab, den der Umlauf des Nervenreizes durch die Neuronserien erfordert, je nachdem ob die Bahnen weit und gebahnt oder unfertig und wenig benutzt sind.

**Grundriss der Organisation des Gehirns bei den gyrenzephalen Säugetieren und niederen Wirbeltieren.** — Die Forschungen von Edinger, meinem Bruder und mir lehren, dass bei den kleinen Säugetieren sowie bei den Vögeln, Reptilien und Batrachieren sehr wahrscheinlich neben den perzeptiven Zentren andere, abgeleitete existieren, die vermutlich den commemorativen beim Menschen entsprechen. Diese Nebensphären gehören bei den Amphibien und Reptilien fast ausschliesslich zum Olfaktoriussystem, bei den Vögeln und Säugetieren dagegen, deren Gehirn bereits optische und akustische perzeptive Kerne besitzt, umfassen sie vielleicht die vier Hauptsinne. Die beträchtliche Entwicklung des Ammonshorns und anderer, untergeordneter Herde der Riech-sphäre bei den gyrenzephalen Säugetieren macht auch die Auffassung annehmbar, dass, wenigstens bei einer oder zwei Sinnesarten (dem Riech- und vielleicht Gesichtssinn), die sekundären commemorativen Zentren schon vorhanden, wenn auch auf einen kleinen Umfang beschränkt sind. Die Fasern, mittelst welcher sich die sensorischen Residuen von den perzeptiven Zentren zu den commemorativen fortpflanzen, sind wahrscheinlich lange Kollateralen oder Bifurkationsäste von projektiven Axenzylindern. In Fig. 20, *F*, *G*, ist diese Anordnung für zwei hypothetische commemorative Zentra (das optische und olfaktive) der Nagetiere schematisch dargestellt.

Demzufolge scheint mir die Flechsigsche Lehre, wonach den glatt-hirtnigen Säugetieren und niederen Wirbeltieren Assoziationszentra fehlen, nicht annehmbar. Nach meiner Meinung vollzieht sich die Entwicklung der sensorischen Zentren des Gehirns in der Tierreihe nicht gleichmässig stufen- oder etappenweise in der ganzen Rinde, sondern unter kontinuierlichem, jedoch ungleichmässigem Fortschreiten derjenigen Sinnessphären,

deren Tätigkeit für die Erfüllung der Anforderungen des Kampfs ums Dasein am zweckmässigsten ist; d. h. dass das Gehirn derjenigen Tiere, deren Hauptsinn z. B. der Geruch ist, das Gehirn des Menschen in bezug auf Organisation erreicht, wenn nicht sogar übertrifft, insofern es dieselben hierarchischen Abstufungen der Riechzentren zeigt wie beim Menschen, obgleich es hinsichtlich anderer spezifischer Sinne tiefer steht und auf die Perzeptionszentra und einige wenige und kleine primäre kommemorative Sphären beschränkt bleibt.

Fig. 20.



Schema der Projektions- und Assoziationsfasern des Gehirns eines Nagetieres.

A, Corpus callosum; B, vordere Kommissur; C, Corpus striatum; D, kommemoratives optisches Zentrum; M, optisches perzeptives Zentrum; E, olfaktiver Perzeptionskern; G, olfaktive kommemorative Sphäre.

Physiologische Postulate, welche durch die Organisation der Gehirnzentra und -bahnen gegeben sind. — In meiner Studie über die Form der optischen psychischen Projektion und über die Kreuzung des Sehnervs und anderer Bahnen<sup>54)</sup> habe ich gezeigt, dass der Bauplan des Gehirns vom Utilitätsstandpunkt unverständlich ist, wenn wir nicht annehmen, dass die Natur bei der Organisation der psychischen Zentra folgende Grundsätze hat walten lassen: die Einheit des Eindrucks, kongruente und kontinuierliche Projektion der peripheren Sinnesflächen (Netzhaut und Hautsinnesorgan) in die Rinde; Ersparnis von Raum und leitendem Protoplasma.



**Einheit der räumlichen und akustischen Empfindung.** — Bei der Untersuchung der Form der Retinaprojektion im Gehirn, soweit sie aus klinischen Beobachtungen und aus den wohlbekannten Befunden im Chiasma opticum ersichtlich ist, ergab sich, dass die an identischen Punkten beider Netzhäute entsprungene Fasern im Gehirn in einer einzigen Gruppe isodynamischer Pyramiden konvergieren. \*)

Die Einheit der zerebralen Retina scheint keinen andern Zweck zu haben, als die Zweiheit des peripheren Eindrucks durch die Einheit der zentralen Perzeption zu ersetzen. So kommt es, dass von dem Moment, wo die Augenachsen von der Konvergenzstellung abweichen, der optische Eindruck sich verdoppelt, weil die identischen Netzhautpunkte nun nicht einer, sondern zwei Gruppen isodynamischer Pyramiden entsprechen.

Einfacher vollzieht sich die Perzeptionseinheit in der sensiblen Gehirnsphäre. Da jede Hälfte der tastempfindenden Oberfläche (sowie der Muskel- und Sehnen etc. -Sensibilität) einer Seite des Raumes entspricht und die mit ihr verbundenen zentralen Bahnen ausschliesslich auf der entgegengesetzten Seite liegen, so wird die Einheit der Empfindung dadurch zustande kommen, dass jede sensible zuleitende Faser ein spezifisches Raumzeichen erzeugt und sich in konstanter Verbindung mit einer einzigen isodynamischen Gruppe von Pyramiden befindet.

In den nicht räumlichen Zentren, wie im akustischen und olfaktiven, hat die Natur es nicht für nötig gehalten, der erwähnten Bedingung zur Erreichung der Empfindungseinheit sich zu unterwerfen. Da die Eindrücke des Gehör- und Geruchs sinns nur tonale oder qualitative sind, so kam es wenig darauf an, ob der Eindruck einer und derselben Reizwelle in beiden Hemisphären deponiert wird. Auch beim Sehapparat wird die Verdoppelung von Wahrnehmungen unmöglich, wenn der periphere Reiz, vermittelt eines beliebigen Kunstgriffes, seines analytischen und räumlichen Charakters beraubt wird.\*\*)

---

\*) Siehe Fig. 9, *Rv*, in meiner Schrift: Struktur des Chiasma opt. usw. Leipzig, J. A. Barth, 1899.

\*\*) Blicken wir z. B. mit abweichenden Augenachsen gegen den blauen Himmel, so findet keine Dualität des Eindruckes statt, weil wir die Linien und die Schatten, welche den räumlichen Massstab abgeben, beseitigt haben und nur die für beide Augen gleiche Qualität oder der gleiche Ton des einförmigen Himmelsblau übrig bleibt.

Anatomisch betrachtet liesse sich die Einheit des akustischen und Riecheindrucks, ungeachtet der Projektion derselben qualitativen Empfindung in beiden Hemisphären, verstehen mit der Annahme, dass die isodynamische Gruppe auf beide Gehirnhälften verteilt ist, und dass jede zuleitende sensorische Faser sich spaltet und zwei Äste liefert: einen direkten für die gleichseitige Hälfte dieser Gruppe, und einen gekreuzten (Commissura anterior etc.) für die anderseitige Hälfte.\*)

Diese Auffassung erklärt uns eine sehr interessante Eigentümlichkeit der vorderen Kommissur: nämlich, dass diese Querbahn homodynamische Felder beider Riechsphären verbindet, zum Unterschied vom Corpus callosum, das, wie ich gezeigt habe und wie aus Fig. 20, A, ersichtlich ist, heterodynamische Felder der beiden Hemisphären vereinigt. Daraus geht hervor, dass diese Kommissuren nicht homolog sind, da das Corpus callosum hauptsächlich gekreuzte Bahnen von räumlichen Sinnen (Gesicht und Tastsinn), die vordere Kommissur gekreuzte Bahnen der bloss qualitativen Sinne (Gehör und Geruch) enthält.

Aus dem Vorstehenden ergibt sich, dass die Natur zur Erreichung der Einheit der Empfindung verschiedene Wege einschlägt, je nachdem der periphere Eindruck räumlichen oder nur qualitativen Charakter besitzt. Im ersten Falle endet jede, ein besonderes Raumzeichen leitende, sensorische Faser in nur einer Seite des Gehirns; im zweiten Falle enden die bilateralen, dieselbe Qualität leitenden Fasern in beiden Hemisphären, wodurch neben der Steigerung der Wahrnehmungsintensität die Etablierung assoziativer Bahnen zwischen den akustischen Zentren und den commemorativen optischen Sphären auf bequemere und ökonomischere Weise erreicht wird.

---

\*) Ich spreche hier in der Voraussetzung, dass, wie aus physiologischen Experimenten und klinischen Tatsachen hervorzugehen scheint, die beiden akustischen und olfaktorischen Perzeptionszentra genau dieselbe physiologische Wertigkeit haben. Es ist klar, dass, wenn im Gegenteil erwiesen wäre, dass in jeder Hemisphäre qualitativ verschiedene Sinnesfasern enden, man sich eine Art Chiasma mit gekreuzten und direkten Fasern zu denken hätte, mittelst welcher jede einseitige isodynamische Gruppe in Verbindung träte mit den äquivalenten rezeptiven Zellen der beiden Cochleae und Fossae olfactoriae. Diese Vermutung scheint mir viel weniger annehmbar als die erstere, die sich, wenigstens hinsichtlich des Riechapparats, auf gut beobachtete anatomische Tatsachen stützt.

**Konzentrische Symmetrie.** — Dieses Prinzip, dem die Ergebnisse der physiologischen und klinischen Forschung über die gegenseitige Lage der Rindenperzeptionszentren zugrunde liegen, lässt sich so ausdrücken: die sensiblen peripheren Oberflächen räumlicher Bedeutung (Netzhaut und Haut) projizieren sich in kongruenter Weise in die Perzeptionszentra des Gehirns, so dass jede Hemisphäre zugleich eine seitliche Hälfte des Raumes und der eindruckempfangenden Oberfläche symbolisch darstellt. Aber es wird zufolge der Kreuzung der Sehnerven und der ihr angepassten Kreuzung der zentralen taktilen und akustischen Bahnen die linke Raumhälfte von der rechten Hemisphäre dargestellt und umgekehrt.

Dieses Verhältnis bedingt ein schon an anderer Stelle erwähntes Postulat: nämlich, dass die korrekte Wahrnehmung des optischen und taktilen Raumes eine kontinuierliche und regelmässige, d. h. unter Aufrechterhaltung derselben Beziehungen des Raumes vor sich gehende, zerebrale Projektion der peripheren sensiblen Oberfläche erfordert. Daher dürfte die zentrale oder periphere Zerstörung einer isodynamischen Gruppe von Neuronen, ebenso wie die Unregelmässigkeit oder Verwechslung derselben, notwendigerweise einen entsprechenden Wahrnehmungsdefekt und eine Unregelmässigkeit der räumlichen Beziehung hervorrufen. (Man erinnere sich an die von Wilbrand und Henschen zitierten Fälle von Skotom nach partieller Zerstörung der Fissura calcarina und der zuführenden optischen Bahnen.)

Jedoch handelt es sich nicht allein darum. Es ist die Annahme gestattet, dass eine identische projektive Anordnung, unter Mitwirkung des Raumzeichens der korrespondierenden isodynamischen Gruppen, auch in den optischen und taktilen kommemorativen Herden existiert, da ja die optischen und sensiblen Erinnerungen sich uns wie kongruente und ausgedehnte, über den Raum entworfene und oft (in Träumen und Halluzinationen) nach aussen projektierbare Bilder darbieten.\*)

---

\*) Langjährig Blinde, bei welchen sowohl die Retina wie die Perzeptionszentra durch Nichtgebrauch mehr oder weniger desorganisiert sind, haben optische Träume und Halluzinationen, die vollkommen dem Raum kongruent sind und in ihn projiziert werden können, was nicht der Fall wäre, wenn der räumliche und projektive Charakter der Erinnerungen von der Mitwirkung der Perzeptionsphären

**Ersparnis an Raum und Protoplasma.** — Mit diesem Prinzip erklären sich mehrere anatomische Einrichtungen, nämlich: die periphere Lage der grauen Substanz; die Faltung derselben (Ersparnis an Raum und an Weg für die Nervenfasern); das Nebeneinanderliegen der Zentra, welche wichtige und enge Beziehungen haben (z. B. der drei Sprachzentren); die Einrichtung der Kommissuren an den Punkten kürzester transversaler Entfernung; das Nebeneinanderliegen der primären kommemorativen und der perzeptiven Zentren usw. Zur Ersparnis von Bahnen kreuzen sich die sensiblen und akustischen Leitungen, nachdem einmal die fundamentale Kreuzung des Sehnervs geschaffen war; denn nicht nur ist die gleichseitige Kongruenz der Raumzeichen der optischen, taktilen, Muskel- und Sehnenempfindungen nötig, sondern die Vereinigung aller, einer und derselben Seite des Raumes entsprechenden Sphären an benachbarten Stellen einer und derselben Hemisphäre erspart Protoplasma und überflüssige Wegstrecken bei den assoziativen Bahnen.

**Histologische Hypothesen über den Mechanismus des Schlafs, der Assoziation, der Ermüdung, des Gedächtnisses, des Vergessens, der funktionellen Anpassung, der Kompensation usw.** — Ich habe schon darauf hingewiesen, dass eine topographisch-physiologische Lehre vom Gehirn, so vortrefflich sie auch ist, wenn sie wichtige Angaben für die Diagnose und Behandlung der Nervenkrankheiten zu liefern vermag, uns über den geheimen Mechanismus des geistigen Geschehens gänzlich im Unklaren lässt. Die Bestimmung der Reihe von molekularen Prozessen, die sich während der geistigen Tätigkeit in den Neuronen abspielen, hat zur Vorbedingung eine vollständige und erschöpfende Histologie der Gehirnzentren und -bahnen, sowie exakte Begriffe von jenem äusserst komplizierten Wechsel der Verbindungen oder den Kommutationen, die jeder dynamischen Schwankung, sei sie assoziativ, emotionell oder motorisch, voraufgehen müssen. Wir werden nicht einmal zur mechanischen Erklärung der Denkerscheinungen gelangen, wenn die Physiologie auf Grund der Analyse des Zellstoffwechsels uns nicht offenbart, was die Nervenwelle, was die Energietransformation ist, die notwendig abhinge. Ich brauche nicht zu bemerken, dass diese Träume sich immer auf Eindrücke aus der Zeit, wo das Auge intakt war, beziehen.

während ihrer Entstehung und Fortpflanzung, sowie während der Erzeugung der begleitenden Phänomene der Wahrnehmung und Vorstellung, d. h. der Emotion, des Bewusstseins und des Willens, erfolgt.

Dieses Ideal ist noch sehr fern. Bis jedoch die Chemie, die Histologie und die Zellphysiologie langsam dahin gelangen, dürfte es nicht überflüssig sein, die histologischen Hypothesen kennen zu lernen, welche während der letzten Jahre zum Verständnis einiger relativ einfacher, psychischer und physiologischer Prozesse ersonnen worden sind.

**Duvals Hypothese.** — Bereits vor vielen Jahren sprach Rabl-Rückhard<sup>55)</sup> die Vermutung aus, dass einige psychische Vorgänge ihre mechanische Erklärung in dem kontinuierlichen Amöboidismus der Nervenzellen finden könnten. Da er jedoch von der Hypothese der interstitiellen Nervenetze der grauen Substanz ausging, welche jedermann für ein festes, solides Gitter betrachtete, so fand seine Meinung wenig Anklang. Es muss anerkannt werden, dass erst Duval das Verdienst zukommt, diese Hypothese auf exakte anatomische Tatsachen gestützt zu haben. Mit der ihm eigenen Präzision des Begriffs und der Sprache hat der Pariser Histologe dieselbe zur Erklärung des wachen Zustandes und des Schlafs, der hysterischen Lähmung, des Somnambulismus usw. verwendet.

Nach Duval<sup>56)</sup> „sind beim schlafenden Menschen die zerebralen Verzweigungen der sensiblen zerebralen Neurone eingezogen wie die Pseudopodien eines anästhesierten Leukocythen. Die in den sensiblen Nerven erzeugten schwachen Erregungen bewirken beim Menschen im Schlafe Reflexreaktionen, erreichen aber nicht die Gehirnrinde; stärkere verursachen das Ausstrecken oder das Erschlaffen der zerebralen Fortsätze des sensiblen Neurons; infolgedessen der Durchgang des Stromes bis zu den Rindenzellen und daher das Erwachen, in dessen sukzessiven Phasen eine Reihe von Verbindungen wieder hergestellt werden, die zuvor durch Retraktion und Auseinanderweichen der pseudopodienartigen Verzweigungen\*) unterbrochen waren. In gleicher Weise würden sich erklären die hysterischen Anästhesien und Lähmungen, sowie die

---

\*) Lépine gelangte, unabhängig von Duval, zu einer analogen Auffassung. Siehe *Théorie mécanique de la paralysie hystérique, du somnambulisme, du sommeil naturel et de la distraction.* Société de biologie, 1895.

Steigerung der Einbildungskraft, des Gedächtnisses, der Ideenassoziation, unter dem Einfluss verschiedener Agentien wie des Tees und Kaffees, welche den Amöboidismus der in Kontakt befindlichen Nervenendigungen erregen könnten, so dass ihre Verzweigungen sich einander nähern und der Durchgang der Ströme erleichtert wird.“

Zur Stütze seiner Hypothese führt Duval an:

1. Die Morphologie der Neurone, deren Nervenendverzweigungen, wie aus meinen Arbeiten hervorgeht, mit dem Körper und den Dendriten anderer Neurone in Kontakt treten.

2. Die Untersuchungen von Wiedersheim<sup>57)</sup> über die amöboiden Bewegungen gewisser Nervenzellen der *Leptodora hyalina*.

3. Die Beobachtungen von Pergens, wonach der protoplasmatische Teil der Zapfen der Retina der Fische sich unter der Einwirkung des Lichts kontrahiert und verkürzt; letzteres soll auch an den Protoplasmafortsätzen der Neurone der ganglionären Schicht stattfinden.

4. Die von Ranvier gemachte Entdeckung von Bewegungen an den Endwimpern der Riechzellen des Frosches.

5. Die von Demoor<sup>58)</sup> mittelst Morphin-, Äther- und Chloroformnarkose bei Tieren gemachten Beobachtungen, welche die Retraktion und das Verschwinden der Stachel der Dendriten und die Zusammenziehung letzterer während des pathologischen Schlafs zu beweisen scheinen.

6. Stefanowskas<sup>59)</sup> Schlussfolgerungen, welche häufig nach Elektrisierung des Gehirns, elektrischer Tötung, Inhalation von Äther, Chloroform, Leuchtgas etc. bei Mäusen und Meerschweinchen die Stachel oder birnförmigen Fortsätze der Dendriten sich zurückziehen und verschwinden und an diesen zahlreiche Varikositäten sich bilden sah. Nach Stefanowska soll der Kontakt der Neurone zwischen Nervenverzweigungen und den genannten Stacheln zustande kommen; sobald diese verschwinden, soll die Passage der Nervenströme aufhören und Schlaf und Ruhe eintreten.

7. Die im Laboratorium von Duval selbst ausgeführten Arbeiten von Manouelian, welche beweisen, dass bei Mäusen, die zu einer kontinuierlichen Bewegung gezwungen und dadurch aufs äusserste ermüdet waren, die Pyramidenzellen ihre Stachel verlieren und die Enddendriten

ein moniliformes Aussehen annehmen oder kugelige Anschwellungen zeigen. Dieses Auseinandertreten der Neuronoberflächen ist von Manouelian auch an den Glomeruli olfactivi beobachtet worden, wo das Protoplasmabüschel sich zusammenzieht und in eine Reihe voluminöser Kugeln auflöst.

8. Die Untersuchungen von Odier<sup>60</sup>) am Rückenmark, welche lehren (obgleich die Interpretation seitens dieses Autors unannehmbar ist), dass die Anästhetika die Dendriten verkleinern und die Induktionsströme sie erheblich verkürzen.

9. Die von Querton<sup>61</sup>) gelieferte Bestätigung, dass während des Winterschlafes des Murmeltiers die pyriformen Fortsätze der Gehirndendriten retrahiert und das Endbüschel der Pyramiden mit Varikositäten besetzt erscheint.

10. Havets<sup>62</sup>) Untersuchungen, welcher einige der erwähnten Veränderungen bei den wirbellosen Tieren bestätigt hat, besonders die variköse Modifikation und die Einziehung, ja sogar das Verschwinden von Fortsätzen. —

Duvals Hypothese ist von Kölliker<sup>63</sup>) ernst bekämpft und aus folgenden Gründen als unhaltbar bezeichnet worden: 1. die Axenzylinder sind für keine Art von Erregung kontraktile; 2. bei denjenigen Tieren, deren Transparenz die Beobachtung der sensiblen Nervenverzweigungen gestattet, bemerkt man keine Bewegung derselben (Larven von Amphibien und Siredonen etc.); 3. der Axenzylinder besteht aus festem, sehr differenziertem Protoplasma, nicht aus weicher Substanz, wie die Leukocythen; 4. die psychischen Vorgänge sind stabile Akte, zum grossen Teil in ihrer Intensität und Dauer regulierbar, während die amöboiden Bewegungen kontinuierlich und ungeordnet sind und von nutritiven oder thermischen Reizen beliebig beeinflusst werden.\*)

Zu diesen aprioristischen Gründen Köllikers sind in den letzten Jahren noch einige negative Beobachtungen von Azoulay<sup>64</sup>), Soukhanoff<sup>65</sup>), Lugaro<sup>66</sup>) und Reuss<sup>67</sup>) gekommen.

---

\*) Einige dieser Einwände sind sehr schwach; der Umstand, dass die Axenzylinder sich nicht bewegen, spricht nicht gegen die Möglichkeit der Kontraktion der zentralen Dendriten oder der perizellulären Verzweigungen, Neuronbestandteile, die niemals im Leben beobachtet wurden.

Azoulay studierte die Gehirnpyramiden der Maus, die eine Stunde lang dem Einfluss des Äthers oder der Ermüdung ausgesetzt gewesen war, konnte aber keine morphologische Veränderung, welche die Zellen von normalen unterschieden hätte, nachweisen.

Soukhanoff, der sich in einer früheren Arbeit als begeisterten Anhänger der Duvalschen Theorie bekannt hatte, änderte später seine Ansicht, indem er behauptet, dass die Retraktion der Stacheln und die variköse Veränderung der Dendriten bei den narkotisierten, erschöpften und durch Ligatur der Aorta anämisierten Tieren der Ausdruck eines krankhaften Vorgangs (variköser Degeneration) sind, der mit den physiologischen Funktionsphasen der Neurone nichts zu tun hat.

Lugaro erklärt, dass viele der von den Autoren beschriebenen Veränderungen an den Neuronen die Folge einer schlechten Fixierung der Präparate sind, und gibt als Resultat seiner auf die Wirkung der Narkotika bezüglichen Beobachtungen eine Hypothese, die auf das Gegenteil der Duvalschen hinausläuft. Nach Lugaro entspricht der Zustand der Ruhe dem Vorhandensein nicht variköser und mit zahlreichen Stacheln versehener Dendriten, der aktive Zustand der normalen Dendritenverzweigung, aber ohne diese kollateralen Appendices, und der variköse Zustand endlich der Ermüdung. In einer früheren Arbeit<sup>68)</sup> hatte er eine etwas abweichende Ansicht verteidigt, indem er behauptete, dass der tätige Zustand des Nervenprotoplasmas mit einer Schwellung des Zellkörpers einhergeht, die sich auf die Dendriten fortsetzt und die Kontaktverbindungen zwischen den Neuronen inniger und wirksamer daher die Stromdurchleitung sicherer gestaltet.

Reuss erklärt die erwähnten Veränderungen und besonders den varikösen Zustand für Kunstprodukte, die sich in den normalen, schlecht fixierten Präparaten wie in den von narkotisierten, kokainisierten und erschöpften Tieren stammenden finden und daher zu den Phasen des Neuronlebens in keiner Beziehung stehen. Dagegen glaubt Narbut<sup>69)</sup> neuerdings die dendritischen Stacheln des Hundehirns während der Narkose sich verkleinern und verschwinden gesehen zu haben.

van Gehuchten<sup>70)</sup> versichert, dass tatsächlich durch die Narcotica morphologische Veränderungen erzeugt werden. Bei den ruhenden Zellen sollen die Anhänge (meine „Stacheln“) lang und von gleichmässiger



Dicke sein, entsprechend den Beobachtungen Quertons und Lugaros (fadenförmige Anhänge).\*) In gewissen experimentell erzeugten Zuständen verkürzen sich diese Fortsätze, ändern ihre Form und werden birnenförmig, ja sie können ganz verschwinden und die Dendriten zeigen später ein moniliformes Verhalten. Über die Bedeutung dieser Veränderungen spricht sich van Gehuchten nicht aus und lässt es dahingestellt, ob sie der Ausdruck einer Degeneration oder einer physiologischen Kontraktion der Neurone sind.

Renaut<sup>71)</sup> (Lyon) hat ebenfalls, wenn auch auf einem anderen Wege als Duval, auf Grund seiner Beobachtungen an der Retina (Ehrlichsche Methode) eine morphologische Erklärung der Tätigkeit und Ruhe gegeben. Nach Renaut sollen sich die Dendriten der Retina (plexiforme Schichten) im Niveau ihrer Varikositäten miteinander in Kontakt setzen, der Zustand der Ruhe soll sich durch eine schwache Entwicklung der Perlen oder dendritischen Kugeln vollziehen, während derjenige der Tätigkeit mit einer beträchtlichen Absorption von Materie in den genannten Varikositäten und mit entsprechender Verkürzung der Protoplasmafortsätze einhergeht.

Aus allen diesen, für und gegen die Theorie Duvals und verwandte Ansichten sprechenden Tatsachen und Gründen geht hervor, dass die Frage des Nervenamöboidismus weder im positiven noch im negativen Sinne als gelöst betrachtet werden kann. Im positiven Sinne nicht, weil alle morphologischen Veränderungen, auf welche die Hypothese sich stützt (Absorption von Stacheln, Varikositäten, Retraktion von Dendriten unter dem Einfluss von Narkoticis, von Ermüdung, Anämie usw.), nach der Versicherung von Soukhanoff und der Vermutung von van Gehuchten, als pathologische, von dem funktionellen Zustand unabhängige Veränderungen und sogar als Leichenerscheinungen gedeutet werden können. Ebensowenig ist es erlaubt, die Hypothese definitiv abzulehnen, weil die negativen, gegen sie sprechenden Beobachtungen sich ausschliesslich auf die Dendriten

.....

\*) Dies ist eine Täuschung, die sich leicht vermeiden lässt, wenn man nur mit Apochr. 1,30 Zeiss absolut normale Präparate untersucht. In Wirklichkeit erscheinen im normalen Gehirn wie in allen Nervenzentren die Stacheln konstant birnenförmig, wie ich in meinen ersten Arbeiten über das Gehirn dargetan habe. Gleiche Bilder gibt die Ehrlichsche Methode.

beziehen, d. h. auf einen der Faktoren der Neuronartikulation, und die Nervenendverzweigung ausser acht lassen, an der möglicherweise während der normalen physiologischen Tätigkeit, dem Amöboidismus ähnliche Bewegungsphänomene sich abspielen.\*) Man hat auch von der Untersuchung des Zellkörpers und der grossen Dendriten abgesehen, in deren Bereich gerade die Nervenprotoplastmakontakte (perizelluläre Körbe in Rückenmark, Kleinhirn, Medulla oblongata, Gehirn usw.) und die wichtigsten Transmissionen stattfinden, ohne einen anderen Grund für die Ausschliessung zu haben als die Schwierigkeit der Färbung; dadurch ist man in einen ähnlichen logischen Irrtum verfallen wie der berühmte Gall, der denjenigen Hirnwindungen, die der Palpation nicht zugänglich sind, die Bedeutung für die physiologische Lokalisation absprach.

Schliesslich sei bemerkt, dass trotz der Vorsicht, welche sie bei ihren als Gegenbeweis dienenden Untersuchungen haben obwalten lassen, weder Stefanowska noch Demoor, noch Soukhanoff verschiedene wichtige Fehlerquellen, auf die ich schon vor vielen Jahren vergeblich hingewiesen, hinreichend berücksichtigt haben, nämlich: 1. die Retraktion der Stacheln und der variköse Zustand der Dendriten sind der Ausdruck einer postmortalen Zellveränderung, die man konstant in normalen Präparaten nach Ehrlich und Golgi beobachtet, wenn die Fixierung langsam vor sich geht.\*\*) 2. Aus demselben Grunde zeigen in dicken normalen Präparatstücken, die mit Chromsilber gefärbt sind, die zentralen Zonen immer Zellen ohne Stacheln und mit zahlreichen Varikositäten besät. 3. Wenn die Fixierung eine langsame und unvollkommene ist (langsame Methode nach Golgi), erscheinen die Stacheln nicht. 4. Endlich sind die Stacheln von mir gerade bei mit Chloroform getöteten Tieren entdeckt worden. Seit einer langen Reihe von Jahren pflege ich

\*) A priori ist es wahrscheinlicher, dass der Sitz des Amöboidismus die Nervenverzweigungen sind, da zu ihnen hin die Stromentladung der Dendriten und des Zellkörpers gerichtet ist.

\*\*) Wenn z. B. ein Gehirnpräparat nach Ehrlich eine halbe Stunde nach dem Beginn der Methylenblauwirkung fixiert wird, so sieht man noch viele Stacheln und von einem varikösen Zustand ist wenig zu merken; eine und eine halbe Stunde später fehlen vollständig die Stacheln und der perlartige Zustand des Protoplasmas tritt zutage.

die Tiere durch Narkotica zu töten und niemals konnte ich, in dünnen Stücken und bei schnellem Eindringen der Osmiumsäure, an den Neuronen Varikositäten oder andere Veränderungen finden, die nicht an durch Verbluten geendeten Tieren vorhanden wären.

Ich bin also kein Gegner der Duvalschen Auffassung; vielmehr hege ich für dieselbe grosse Sympathie, die wohl erklärlich ist, wenn man erwägt, dass der Nervenamöboismus nicht nur zu der Neurontheorie gut passt, sondern gewissermassen eine Konsequenz derselben ist; man erinnere sich an die amöboiden Erscheinungen der embryonalen Neurone. Jedoch halte ich auch dafür, dass der experimentelle Nachweis auf eine schlechte Grundlage aufgebaut worden ist, indem er von der von dem genannten berühmten Histologen vorgezeichneten Bahn abwich, welcher die motorischen Vorgänge in die Nervenendigungen und nicht in die Dendriten verlegte. Gegenwärtig muss man bekennen, dass selbst wenn eine strenge Kritik die von einigen Autoren angeführten Tatsachen der Retraktion der Dendriten zurückweisen sollte, dennoch die Möglichkeit der histologischen Erklärung des Schlafs, der Ablenkung, des Vergessens und anderer psychischer Phänomene bestehen bleiben und sich mit Glück verteidigen lassen wird, während bezüglich der gesamten Ausdehnung der Neuronverbindungen, d. h. bezüglich des Zellkörpers und der Dendriten, einerseits, und der Nervenverzweigungen andererseits, keine exakten und übereinstimmenden Beobachtungen erzielt wurden, d. h. Beobachtungen, in welchen die vollkommene Stabilität der Kontaktflächen während der verschiedenen, der Untersuchung zugänglichen physiologischen Zustände zutage treten möchte. Und trotz alledem dürfte ein skrupulöser Geist noch schwer widerlegbare Einwände finden, da es fast unmöglich scheint, Untersuchungen anzustellen, deren Bedingungen sich denen des normalen physiologischen Zustands nähern. Denn die Lage- und Formveränderungen der Neuronverzweigungen während des letzteren könnten flüchtige sein und verschwinden, wie es mit der Activität der Leukocythen vor deren Absterben der Fall ist.

**Tanzis Hypothese über die Übungshypertrophie der Nervenbahnen.**<sup>72)</sup> — „Ein Nervenstrom, der häufiger eine Neuronverbindung durchläuft, wird Überernährung der in gesteigertem Grade erregten Fasern bewirken und es wird, wie es bei den Muskeln der Fall ist,

eine Hypertrophie zustande kommen, welche sich in einem Längenwachstum der Neuronverzweigungen und demgemäss in einer Verminderung der Entfernungen der Kontaktflächen zu erkennen gibt. Da diese Zwischenräume die Widerstände darstellen, welche der Strom überwinden muss, so wird daraus folgen, dass die Leitungsfähigkeit des Nervensystems im umgekehrten Verhältnis zu den Zwischenräumen zwischen den Neuronen steht. Die Übung muss, indem sie diese Intervalle zu vermindern strebt, die Funktionsfähigkeit der Neurone erhöhen.“

Diese Theorie, die sich nicht auf hypothetische Momente, sondern auf die Tatsache der Neuronverbindungen stützt, hat, wie Soury bemerkt, den Vorteil, dass sie uns zeigt, wie die habituellen Vorgänge vermöge ihrer Wiederholung leicht und automatisch werden, und wie das, was wir bewusste und willkürliche Bewegung im Gegensatz zur reflektorischen nennen, in physisch-chemischer Beziehung von einem dem Nervenwellenstrom sich entgegensetzenden Widerstand abhängen könnte.

**Lokalisation des intellektuellen und emotiven Doppelprozesses nach Lugaro.<sup>73)</sup>** — Lugaro geht von der untrennbaren intellektuellen und emotiven Dualität einer jeden psychischen Tätigkeit aus. Er bezeichnet es als wahrscheinlich, dass das Phänomen des Erkennens zwischen den Neuronen zustande kommt, oder vielleicht in der Verbindung der Endigungen der zuleitenden Nervenfasern mit dem Körper und den Dendriten der Pyramiden, während das Phänomen des Affekts das Innere selbst des Neurons zum Substrat hat.

Der Prozess des Erkennens steht also in Beziehung zu den interneuronalen Verbindungen, die seit der Embryonalzeit durch den Mechanismus der Chemotaxis entstanden sind, so wie ich ihn für die Erklärung des Wachsens und der Artikulation der Neurone beim Embryo angegeben habe. Das Faktum selbst der Übertragung der Welle von einem Neuron zu einem andern würde auf chemische Vorgänge zurückzuführen sein; in der Tat, der Impuls erzeugt eine chemische Veränderung in den Nervenverzweigungen, die ihrerseits als physisch-chemischer Reiz auf das Protoplasma anderer Neurone wirkt und in ihnen neue Ströme schafft. Der Zustand des Bewusstseins dürfte gerade an die in den Neuronen durch die Nervenendigungen bewirkten chemischen Veränderungen gebunden sein, welche in jeder sensorischen Nervenver-

zweigung einen spezifischen und qualitativ verschiedenen Charakter besitzen.

Gründe, welche gegen oder für diese geistreiche Hypothese Lugaros sprechen, gibt es nicht. Dieselbe bleibt vorläufig mangels objektiver physiologischer Daten eine blosse Möglichkeit. Wir wollen jedoch bemerken, dass der Gefühlston, welcher unsere Wahrnehmungen und Gedanken begleitet, auch an die Tätigkeit anderer Bestandteile der grauen Substanz (Zellen mit kurzem Axenzylinder, Projektionszellen und -bahnen usw.) geknüpft sein könnte.

**Meine Theorie der Entwicklung der interneuronalen Verbindungen.**<sup>74)</sup> An verschiedenen Stellen meiner Arbeiten habe ich auf Grund der Entwicklungsgesetze der Neuronmorphologie einige Vermutungen ausgesprochen, um zu erklären, wie die Vervollkommnung gewisser psychischer Akte durch Übung, sowie die Originalität und Verschiedenheit der Talente, das logische Gedächtnis und selbst die Störungen der Assoziation zustande kommen.

Wir sahen eben, dass die Hypothese von Tanzi die Leichtigkeit und die Nicht-Bewusstheit gewisser psychischer Akte berücksichtigt, aber sie erklärt uns nicht die durch die Übung selbst geschaffenen ausserordentlichen Fähigkeiten, die nicht immer nur in der Erleichterung und Förderung des Schwierigen bestehen, sondern auch das Unmögliche erreichen lassen. Jedermann weiss, dass die Leistung eines Pianisten, eines Redners, eines Mathematikers, eines Philosophen usw. absolut unerreichbar ist für den ungebildeten Menschen, selbst wenn er Jahre lang durch geistige und Muskelarbeit der ungewohnten Tätigkeit sich anpassen strebt und hierfür günstige organische Bedingungen vorliegen.

Um dieses wichtige Phänomen zu verstehen, muss man notwendigerweise annehmen, dass neben der Verstärkung der prästabilierten organischen Bahnen andere, neue auftauchen unter Verzweigung und progressivem Wachstum der Dendriten und Nervenendfasern. Unter dieser Voraussetzung hätte das erworbene Talent (wenn wir die Kapazität des Gehirns oder das organische Gedächtnis, die Menge der Neurone und andere Verhältnisse beiseite lassen, welche das Resultat ebenfalls beeinflussen müssen) zur Hauptbedingung die Existenz primärer und sekundärer kommemorativer Zentren mit zahlreichen und komplizierten Ver-

bindungen zwischen Neuronengruppen, die bei unkultivierten Gehirnen wenig oder gar nicht verbunden sind. Vermittelt solcher höherer Assoziation würde eine leichte sensorische Erregung, die Vorstellung eines Gedankens, kurz irgend ein Reiz, der im ungebildeten Gehirn nur gewöhnliche oder unlogische Assoziationen hervorruft, in hochgebildeten und impressionablen Köpfen unverhoffte Ideenkombinationen wecken, welche schematisch, aber naturgetreu positive Beziehungen der äusseren Wirklichkeit übersetzen und sich in allgemeinen und fruchtbaren Formeln verdichten und ausdrücken.

Diese Hypothese würde auch das logische Gedächtnis erklären, d. h. jene geordnete Verkettung und Einreihung der erworbenen Eindrücke, die sich nur mit vielem Aufwand von Aufmerksamkeit und Nachdenken und mittelst einer neuen Organisation der kommemorativen Zentren vollzieht; ebenso die Schöpfung architektonischer Systeme von Ideen oder komplizierter logischer Konstruktionen (philosophische, religiöse und politische Systeme und Bekenntnisse).

Die Beobachtungen und Gründe, welche dieser Hypothese zur Stütze dienen, sind:

1. Während der embryonalen Entwicklung verbreiten und verzweigen sich die Dendriten und Nervenäste progressiv und treten mit einer immer grösseren Zahl von Neuronen in Kontakt (siehe Histogenese der Medulla spinalis, Kap. XXI, Vol. I meines Werkes: Textur des Nervensystems [Spanisch]).

2. Es steht ebenfalls tatsächlich fest, dass der Zustand dieser Verbindungen erst nach einigen Entwürfen ein definitiver wird. Bevor die Fortsätze ihre Bestimmung erreichen und feste Verbindungen schaffen, schwinden zahlreiche Nebenäste, eine Art Probeverbindungen, deren Existenz die anfängliche bedeutende Veränderlichkeit der Zellverzweigungen beweist.

3. In einigen Fällen verirren sich die Fortsätze und schaffen anormale Verbindungen (intraepitheliale Äste usw.). Kürzlich habe ich bei einem wenige Tage alten Hunde Axenzylinder gefunden, die irrtümlich in den Ependymkanal und in Bahnen, die der Resorption verfallen, endeten.

4. Dieser Wachstumsvorgang der Fortsätze setzt sich nach der

Geburt fort; es besteht hinsichtlich der Länge und der Menge der sekundären und tertiären Neuronverzweigungen ein grosser Unterschied zwischen dem neugeborenen Kinde und dem Erwachsenen.

5. Es ist gleichfalls wahrscheinlich, dass diese Entwicklung in gewissen Zentren durch Übung sich steigert, hingegen in nicht kultivierten Rindengegenden stillsteht und rückschreitet.

6. Die Beobachtungen nach Nervendurchschneidungen beweisen, dass die peripheren Axenzylinder, die sensiblen wie die motorischen, zu wachsen und sich zu verzweigen vermögen, indem sie ihre Verbindungen mit der Haut und den Muskeln wiederherstellen und in etwas abweichender Weise organisieren.

7. Die Nervenpathologie kennt unzählige Fälle von Wiederherstellung der Funktion nach schweren Verletzungen differenzierter Rindenzentren (Wiederherstellung der artikulatorischen Sprache bei motorischer Aphasie, Verschwinden der Worttaubheit, Wiederauftreten der Sensibilität bei Apoplexie usw.). Diese Rückkehr zur Norm nach Zerstörung der Nervenfasern ist nur verständlich bei der Annahme, dass im Gehirn, wie an durchschnittenen Nerven, das gesunde Ende des Axenzylinders befähigt ist zu wachsen und neue Kollateralen auszusenden, welche durch die kranken Partien ihren Lauf nehmen und die Verbindung mit den gelösten Neuronen wiederherstellen. Sind letztere zerstört, so dürften die neugebildeten Äste anderen Nervenzellen zustreben und ihnen eine neue funktionelle Aufgabe zuweisen.

Die neuen Fortsätze verlaufen in der Richtung der Hauptnervenzellen oder in derjenigen der Zellverbindung, welche Gegenstand der wiederholten Willenserregungen ist. Diese Hypertrophie der Zellendigungen dürfte einhergehen mit einer gewissen aktiven Kongestion, welche das Nährmaterial liefert. Überdies könnte, wie ich in der Arbeit über die Histogenese des Rückenmarks auseinandergesetzt habe, der Vorgang des Wachsens sich unter die chemotaktischen Prozesse einreihen lassen.

Wenn die Annahme der Wachstums- und Verbindungsfähigkeit der Neurone beim Erwachsenen die Fähigkeit erklärt, uns anzupassen und unsere Vorstellungskomplexe zu variieren, so vermag die Aufhebung dieser Tätigkeit im Alter oder bei infolge Mangels geistiger Übung oder

aus anderen Gründen Ungebildeten in gewissem Grade die Starrheit der Überzeugungen, die Unanpassbarkeit an die sittliche Umgebung und sogar die Gewaltakte des Misoneismus unserem Verständnis näher zu bringen; und wenn aus mehr oder weniger pathologischen Gründen eine Lockerung der Verbindungen, Atrophie und Verkürzung der Fortsätze und partielle Dissoziation der commemorativen Systeme, eintritt, so wäre das Resultat die Amnesie, die Armut an Assoziationen, die geistige Untätigkeit und bei ernsteren Störungen die Imbezillität und der Wahnsinn. Und man könnte hinzufügen, dass, wenn beim Wahnsinn, in der Amnesie und im Senium die älteren Erinnerungen dauerhafter sind als die neueren, dies dadurch bedingt ist, dass die ursprünglich geschaffenen Assoziationsbahnen eine besonders grosse Festigkeit erreichten, weil ihre Bildung in die Zeit fällt, in welcher die plastische Energie der Neurone am stärksten ist.

Damit wird nicht ausgeschlossen, dass für die Erklärung der Anpassungs- und Regressionsphänomene noch andere Faktoren in Betracht kommen können, über deren Bedeutung sich heutzutage noch nichts Bestimmtes sagen lässt: wie die innerhalb des Protoplasmas (im Spongoplasma und in den Neurofibrillen) stattfindenden Veränderungen, der Stoffwechsel in den Zellen, der Reichtum an Zellen mit kurzem Axenzylinder, die Menge und Lage der Neurogliazellen in der grauen Substanz usw.

---



#### IV. STRUKTUR DER NERVENZELLEN DES GEHIRNS.

**Membran.** — Perizelluläre Netze von Golgi und Bethe. — Kern. — Nucleäre Kugeln. — Accessorische Körper. — Protoplasma. — Nissls Schollen. — Spongioplasma. — Kanäle von Golgi-Holmgren. — Neurofibrilläres Gerüst. — Neurofibrillen bei den Nagern. — Neurofibrillen beim Menschen und den gyrencephalen Säugetieren. — Verhalten der Neurofibrillen in den Fortsätzen der Neurone. — Kritik der Hypothesen Apathys und Bethes. — Physiologische Betrachtungen über die Neurofibrillen. — Normale und pathologische Variationen bei Wirbeltieren und Wirbellosen. — Schlussfolgerungen.

Um diese Studien über die Struktur der menschlichen Gehirnrinde zu schliessen, erachte ich es für zweckmässig, einen Überblick über die feinere Anatomie des Pyramiden- oder psychischen Neurons, die in den letzten Jahren dank neuen Untersuchungsmethoden so weit fortgeschritten ist, zu geben und einige Betrachtungen über die funktionelle Bedeutung der verschiedenen Bestandteile des Protoplasmas anzufügen.

Die Pyramidenzelle setzt sich wie jedes andere Neuron aus folgenden Teilen zusammen: Membran, Kern und Protoplasma.

**Membran.** — Früher von mir <sup>75)</sup> bei den Riesenzellen des Lobus electricus von Torpedo nachgewiesen und von Renault <sup>76)</sup> und anderen für verschiedene grosse Neurontypen bestätigt, erscheint sie sehr deutlich an den starken multipolaren Zellen des Rückenmarkes und verlängerten Markes. An den Gehirnpyramiden ist sie jedoch wegen ihrer ausserordentlichen Zartheit schwer wahrzunehmen; sie wird hier mehr vermutet als dargestellt. Gleichwohl habe ich in Nisslpräparaten (Färbung mit Methylenblau und Erythrosin. Objektiv 1.40. 2 mill. Zeiss) einigemal ihre Differenzierung an den Riesenpyramiden in der Gestalt einer sehr feinen doppelten Kontur erreicht. Bei dieser dünnen Beschaffenheit lassen sich ihre Eigentümlichkeiten schwer bestimmen; indess könnte

man sie bezeichnen als bestehend aus einer hyalinen, elastischen Masse, die aussen glatt, innen mit stachelartigen Fortsätzen versehen ist; letztere sind nichts anderes als Trabekeln des darunterliegenden Spongioplasmas.

Diese sehr dünne Membran umgibt auch den Axenzylinder und die Dendriten; hier verfeinert sie sich wahrscheinlich noch weiter.

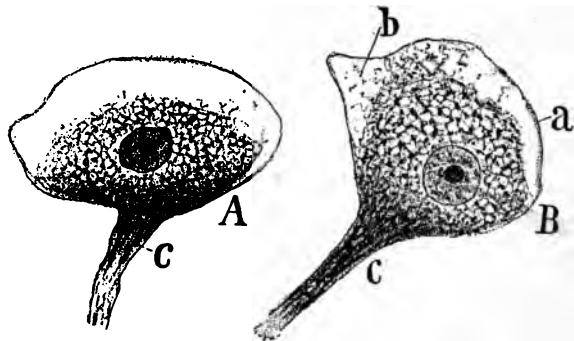
Bestimmter als durch die direkte Beobachtung wird ihre Existenz erwiesen durch den Widerstand, welchen die Zellkontur dem Strom der intraprotoplasmatischen Flüssigkeit bietet. Ich führe zu diesem Zweck zwei Tatsachen an, welche durch die Beobachtung leicht zu bestätigen sind.

Sehr häufig, wenn die Gehirnzellen in absolutem Alkohol fixiert sind, verschieben sich die chromatischen Granulationen des Protoplasmas vom Scheitel bis zur Basis der Zelle, angetrieben durch die Vehemenz der endosmotischen Ströme, und bilden an dem unteren Rande der Zelle eine

basophile, fast homogen färbare Masse, welche in ihrer Bewegung nach der Tiefe durch ein festes und kontinuierliches Hindernis aufgehalten worden ist; dies kann nichts anderes sein als die Membran.

Ausser dieser Erscheinung, über deren Bedeutung ich in meinem grossen Werke über die Nervenzentren<sup>77)</sup> einiges bemerkt habe, giebt es noch eine nicht weniger wichtige, die in einer Arbeit über die Wirkung des Methylenblau auf die Zellen der plexiformen Schicht des Gehirns<sup>78)</sup> beschrieben ist. Bekanntlich bilden unter dem Einflusse der Luft und anderer Momente die mit der Ehrlichschen Methode gefärbten Dendriten starke Varikositäten, und es entsteht innerhalb jeder einzelnen Verdickung eine beträchtliche Anhäufung cyanophiler Substanz neben einer durchsichtigen Vakuole. Wenn die Spannung der Flüssigkeit der

Fig. 21.



Zellen des zentralen oder vorderen Kernes des Nervus acusticus.  
Nissls Methode.

a, Membran; c, chromatische Substanz, in den tiefen Teil der Zelle zurückgedrängt und durch die Membran festgehalten.

Varikosität eine mässige ist, so ist ihre Kontur glatt und die Membran giebt nicht nach; aber sobald der innere Druck sich steigert, so berstet die Peripherie der Varikosität, und die cyanophile Masse ergiesst sich nach aussen und durchtränkt die benachbarten Nerventeile. Dieses eigenartige Phänomen, das ich als Cyanophilohagie bezeichnet habe, verbunden mit dem Auftreten einer kleinen Öffnung oder Unterbrechung in der Kontur der erwähnten Verdickung, beweist die Gegenwart eines dünnen und elastischen Häutchens in der Umgebung der Dendriten, das durch die Gewalt der oberflächlichen Spannung zerriss. Meines Erachtens sind die Kollateralstacheln der Dendriten, an deren abgerundetem Ende man ein Depot von cyanophiler Substanz sieht, ebenfalls mit einer membranösen Kontur umgeben.

**Perizelluläres Netz von Golgi.** — Die Untersuchungen dieses Gelehrten<sup>79)</sup>, welche von Bethe<sup>80)</sup>, mir<sup>81)</sup>, Donaggio<sup>82)</sup>, Meyer und anderen bestätigt und erweitert wurden, lenkten die Aufmerksamkeit der Neurologen auf die Existenz eines dichten, abgeflachten Netzes mit engen und fast runden Maschen, das sich über den Zellkörper und das Anfangsstück der Dendriten erstreckt. Es befindet sich an den grossen Nervenzellen (motorische Zellen des Rückenmarks, Purkinjesche Zellen des Kleinhirns usw.). Dieses perizelluläre Netz wurde zuerst mit der modifizierten Golgischen Methode, später mit der Betheschen Neurofibrillenmethode und zuletzt mit der von Donaggio (verdünnte Methylenblaulösung) dargestellt.

Ich selbst\*) habe schon vor Golgi dieses Netz an den Gehirn-

---

\*) Sämtliche Autoren schreiben Golgi die Entdeckung dieses oberflächlichen Netzes zu. Ich will nicht leugnen, dass wir ihm die erste exakte Beschreibung dieser perizellulären Einrichtung verdanken. Aber die anatomische Tatsache war schon ein Jahr vor Golgi von mir mitgeteilt worden, was der Leser aus folgender Stelle meiner Arbeit über die Gehirnzellen mit kurzem Axenzylinder ersehen kann: „Manchmal (es ist die Rede von der Technik der Ehrlichschen Methode beim Gehirn) lagert sich das Methylenblau nicht mehr an der Oberfläche (Fixierung nach Bethe) der Zellen ab; es erscheint eine blaue, mit hellen Vakuolen besäte Membran. Dieses retikuläre Aussehen ist oft sehr schön an den Pyramidenzellen, die mittelst Befeuchtung frischer senkrechter Schnitte gefärbt sind. Ich wage jedoch ohne weitere Untersuchungen nicht daraus auf eine fibrilläre und retikuläre Struktur der feinen Decke der Nervenzellen zu schliessen.“ Man ersieht also, dass die Netzbildung schon von mir im Jahre 1897 gesehen worden ist; nur

zellen beobachtet. Aber erst 1898, nach der Veröffentlichung der Arbeiten von Golgi und Bethe, gab ich eine genaue Beschreibung dieser Einrichtung, wie sie sich im Katzengehirn mit der Ehrlichschen Methode darstellen lässt.

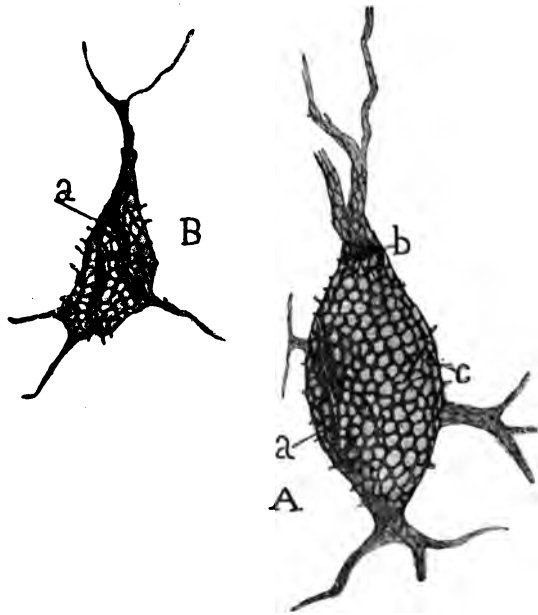
Man sieht in Fig. 22 die dünnen und homogenen Trabekel, die engen, meist abgerundeten oder ovalen Maschen und hier und da einen Stachel, der im rechten Winkel aus dem Netz entspringt und in geringer Entfernung spitz endet. Im Anfangsteil der Dendriten verblasen und verschwinden die Trabekel allmählich.

Diese Netze zeigen sich nicht an allen Zellen, sondern an denen, welche, weil sehr stark von dem Methylenblau ergriffen, vielleicht gerade im Moment der Injektion des Reagens abgestorben sind. Bei meinen Präparaten gehört die Mehrzahl der Zellen, welche das Golgi-Netz zeigen, ausschließlich dem Typus mit kurzem Axenzylinder an (vereinzelt auch der Kategorie mit aufsteigendem Axenzylinder).

In den letzten Jahren haben Bethe<sup>83)</sup>, Nissl<sup>84)</sup> und Meyer<sup>85)</sup>, der Ansicht Golgis, der meinigen wie derjenigen Donaggios und Helds widersprechend, behauptet, dass das genannte perizelluläre Netz eine

war ich damals über ihre Bedeutung im Zweifel. Siehe: Die Zellen mit kurzem Axenzylinder der Molekularschicht des Gehirns. Rev. trim. micrograph. Tom. II, 1897.

Fig. 22.



Zellen mit kurzem Axenzylinder aus dem Gehirn der ausgewachsenen Katze.

Perizelluläres Netz nach der Ehrlichschen Methode gefärbt; Fixierung nach Bethe.

terminale Anordnung der Nervenverzweigungen darstellt, d. h. die Nervenester, welche ich vor einiger Zeit gefunden habe, und die nicht geflechtartig sein sollen, wie wir alle glauben, sondern geradezu retikuliert. Bethe nimmt ausserdem an, allerdings in hypothetischer Form und mit vielen Reserven, dass die Knoten des erwähnten Reticulums mit den Neurofibrillen des Inneren des Protoplasmas verknüpft sind, eine Ansicht, die ich auch an den von dem Strassburger Physiologen gefertigten Präparaten nicht bestätigt fand. \*)

Schon Held bemerkt richtig, dass die Nervenverzweigungen in keiner Kontinuitätsverbindung mit dem Golgi-Netz<sup>86)</sup> stehen, dessen Maschen gerade die Nervenendästchen enthalten; er neigt dazu, das perizelluläre Reticulum zu betrachten „als einen Abkömmling der Neuroglia“. Eine gleiche Meinung vertritt Donaggio<sup>87)</sup>. Meine sorgfältigen Studien dieser Frage gestatten mir ebenfalls die nervöse Natur des Golgi-Netzes<sup>88)</sup> abzulehnen. Die Haupttatsachen gegen die Hypothese von Bethe und Nissl sind:

a) In den Präparaten nach der Methode von Bethe (Verfahren mit Toluidinblau und Ammoniummolybdat) erscheinen die Nervenendzweige niemals gefärbt. Und wenn, was selten der Fall ist, gleichzeitig die Golgi-Netze und die Neurofibrillen sich gefärbt zeigen, so ist es ebenso wenig möglich, die Continuität zwischen diesen beiden Gebilden zu beobachten.

b) In den Präparaten nach Donaggios Methode, welche eine beträchtliche Vervollkommnung der Betheschen darstellt, erscheinen die Golgi-Netze ebenfalls unabhängig von den Neurofibrillen und Nervenendfasern.

c) Sehr gute Präparate, die ich mit der Ehrlichschen Methode angefertigt habe (Fixation mit Ammoniummolybdat, voraufgehende Injektion von konzentrierter Lösung von Methylenblau), und wobei die Golgi-Netze dunkelblau erschienen, zeigten ebensowenig eine Kontinuität zwischen diesem Netz und den Nervenendverzweigungen, die andererseits sich nie im Gehirn färben. Und wengleich Meyer unter Anwendung eines

---

\*) Nachdem Bethe die Liebenswürdigkeit hatte, mir einige gute Präparate seiner Methode zu senden, habe ich mich davon überzeugt, dass seine Beschreibung der Verbindungen der Neurofibrillen mit dem oberflächlichen Netze völlig der objektiven Grundlage entbehrt.

dem meinigen sehr ähnlichen Verfahrens diese Verbindungen beschrieben hat, so braucht man nur seine Figuren zu prüfen, um zu verstehen, dass dieser Forscher als zum Netz leitende Nervenfasern einen jener ausstrahlenden Stacheln angesehen hat, die von mir beobachtet und von Donaggio und Held in gleicher Weise bestätigt worden sind; Stacheln, die, wir wiederholen, keine Kontinuitätsverbindung mit Nervenendverzweigungen besitzen. Ich füge noch hinzu, dass die genau nach dem Verfahren von S. Meyer ausgeführten Präparate im Einzelnen nicht mehr zeigen als meine eigenen.

d) Die Golgi-Netze, mit welcher Methode man sie auch färbe, erinnern in nichts an das Aussehen der Nervenendnester, d. h. sie sind nicht granuliert noch besitzen sie Varikositäten oder Vakuolen oder Einschnürungen oder fadenförmige Verschmälerungen, noch endlich irgend eines der den Endverzweigungen der Axenzylinder eigentümlichen morphologischen und strukturellen Merkmale. Dagegen zeigen sie eine grosse Regelmässigkeit der Anordnung und ein hyalines Aussehen, das sich ganz und gar mit dem der Fäden eines fibrinösen Netzes vergleichen lässt.

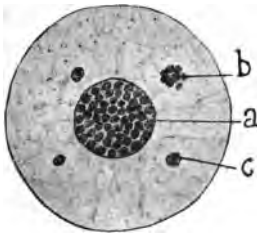
e) Endlich spricht gegen die Vermutung Bethes bezüglich der Kontinuität zwischen dem Golgi-Netz und den intra- oder extraprotoplasmatischen Neurofibrillen ein absolut konstanter negativer Umstand: die Unmöglichkeit, die Trabekeln dieses Netzes mit den spezifischen Neurofibrillen-Methoden, wie mit reduziertem Silbernitrat, mit der Bielschowsky'schen, der Rossischen, der Jorisschen und selbst der Donaggioschen Formel für die Neurofibrillen zu färben. Sehr bemerkenswert ist es, dass mein Verfahren, das einzige der neurofibrillären Methoden, das die Färbung zahlreicher perizellulärer Nervenverzweigungen gestattet (von welchen sie ebenso schöne und schönere Transparentbilder als die bei der Golgi-Methode gefertigten ermöglicht), weder schwach noch stark das perisomatische Netz des Gelehrten von Pavia färbt.

Schlussfolgerung: Wenn es nach dem gegenwärtigen Stande unseres Wissens auch nicht möglich ist, eine bestimmte Ansicht über die Bedeutung der Golgi-Netze auszusprechen, so neige ich doch auf Grund einer Reihe von Umständen, die wir hier nicht weiter ausführen können, dazu, sie als das Resultat einer postmortalen Koagulation anzusehen, die an irgendeinem Proteinstoff des perizellulären Raumes und der

interdendritischen Räume der grauen Substanz durch die fixierenden Agentien bewirkt wurde. Dies soll kein dogmatischer und endgültiger Lehrsatz sein, und andere Hypothesen sind daher nicht ausgeschlossen; unter diesen würden wir, wenn es eines Tages die Präexistenz des erwähnten Reticulums nachzuweisen gelingen sollte, derjenigen den Vorzug geben, welche ihm eine Rolle als Konduktor und die Aufgabe zuschreibt, durch bestimmte Stellen der Membran die durch die Nervenendverzweigungen zugeführten Ströme zum Zellkörper passieren zu lassen. Aber für jetzt sind wir noch weit von dem Nachweis entfernt, dass diese Nester (die sicherlich etwas denen ähneln, welche die Betsche

Methode im Innern der Kapillaren und in der weissen Substanz färbt) im Leben vorhanden sind.

Fig. 23.



Kern einer grossen (Strang-) Nervenzelle des einige Tage alten Kaninchens.

a, Kernkugeln; b, überzähliger Nucleolus; c, accessorischer Körper.

**Der Kern.** Bekanntlich liegt bei den Gehirnpyramiden der Kern oft in dem Zentrum des Protoplasmas und ist kuglig, ovoid und selbst dreieckig mit gebogenen Winkeln. Sein Umfang steht in keinem bestimmten Verhältnis zu dem des Zellkörpers. So füllt der Kern fast den ganzen Körper bei den kleinen Pyramiden und den Körnern, deren Protoplasma spärlich ist, während er bei den Riesenpyramiden nur einen Teil desselben einnimmt, es sei denn, dass sein absoluter Umfang hinreichend gross ist.

Hinlänglich erforscht sind die Bestandteile des Kerns der Nervenzelle, um hierbei länger zu verweilen. Wir wollen daher nicht sprechen von der Membran, dem blassen, intranukleären Netz, dem Kernsaft, deren Eigenschaften anscheinend von den entsprechenden Teilen anderer Gewebs-elemente nicht verschieden sind. Ich erwähne hier nur den Nucleolus und die accessorischen Körper, bezüglich deren die Silbernitratmethode einige nicht uninteressante Aufschlüsse gibt.

Untersucht man die Kerne an Präparaten, die mit basischen Anilinfarben\*) oder in Mischungen dieser mit sauren gefärbt sind, so be-

\*) Die Untersuchungen von Levi<sup>96)</sup>, Lenhossek<sup>97)</sup> und andern haben gezeigt, dass die Substanz, aus welcher der Nucleolus zusammengesetzt ist, nicht eigentlich

merkt man, dass bei der Mehrzahl der Neurone des menschlichen Gehirns der Nucleolus nur einfach vertreten, kuglig und homogen gefärbt ist. Jedoch bei den kleinen Pyramiden, den Körnern und manchen Zellen anscheinend mit kurzem Axenzylinder kommen auch zwei, selten drei Nucleoli vor. Diese Mehrheit des Nucleolus zeigt sich besonders beim Kaninchen und der Maus, bei denen man nicht selten zwei Nucleoli auch in den Riesenpyramiden findet. Gewöhnlich ist bei dem Vorhandensein von zwei oder drei Nucleoli einer grösser als die andern.

Es ist unmöglich, die Textur der Nucleoli in solchen Präparaten zu bestimmen. Nur ab und zu hebt sich eine etwas ungleichmässige Kontur ab, und vereinzelt findet sich in der basiphilen Masse eine Vakuole. Silbernitratpräparate dagegen zeigen mit grosser Klarheit, dass der Nucleolus ein Aggregat von durch eine homogene, intergranuläre Substanz voneinander getrennten, Mikrokokken ähnlichen Kügelchen ist. Wahrscheinlich stellt jedes dieser Kügelchen, die sich dunkelkaffeebraun oder gelblichrot färben, ein Chromatinstäbchen oder ein Chromosoma der gewöhnlichen Zellen dar (Fig. 23).

Zahl und Volumen der Nucleolus-Kügelchen variieren sehr nach den Tieren und der Grösse des Nucleolus. Bei den grossen Pyramiden des Menschen sind die nukleolären Körner sehr zart und sehr zahlreich, vielleicht 25 bis 30. Mit der Verminderung des Volums der Zelle verringert sich die Menge der Kügelchen, und zwar bis zu 4 oder 6 (bei den kleinen Pyramiden), während gleichzeitig der Durchmesser etwas zunimmt. Wie schon bemerkt, ist es die Regel, dass sämtliche Granula eine einzige Masse bilden. Die gleichen Verhältnisse finden sich beim Hund und Affen.

Bei den kleinen Säugetieren (Kaninchen, Meerschweinchen, Maus etc.) sind die Kügelchen grösser und weniger zahlreich. Bei den grossen Pyramiden sind es vielleicht nicht mehr als 12 bis 14, und bei den kleinen Zellen der zweiten Schicht enthält der grösste Nucleolus selten vier Körner.

---

das Nuklein ist, sondern ein besonderer Stoff, der sich ebenso mit den basischen Anilinfarben wie mit sauren färbt. Nach Levi soll sich in der Umgebung des Nucleolus eine Rinde oder Bedachung befinden, die von einer rein basiphilen und für das Methylengrün der Biondischen Flüssigkeit empfänglichen Substanz gebildet ist. Im menschlichen Gehirn vermochte ich diese rein basiphile Decke nicht zu finden.



Die kleinsten Nucleoli endlich bestehen nur aus einem oder zwei fast nie völlig regulären Kügelchen. Ich habe schon gesagt, dass bei diesen Tieren in der Regel zwei oder drei Nucleoli vorhanden sind. Zum Vergleich stelle ich in Fig. 29 die basiphilen Granula dar, welche das Silbernitrat in den Neurogliazellen färbt; es sind ihrer 4 bis 6, sehr zart und über den ganzen Kernsaft verstreut, und sie bilden niemals Konglomerate.

Übrigens wurden diese eigentümlichen Kugeln des Nucleolus schon von Ruzicka<sup>89)</sup> an einigen sensiblen Ganglienzellen mittelst eines besonderen Methylenblauverfahrens gefärbt. Auch Holmgren<sup>90)</sup> hat sie an den Nervenzellen von *Acanthias* nachgewiesen. Meine Beobachtungen an Säugetieren, Reptilien und Vögeln<sup>91)</sup> sowie diejenigen Tellos<sup>92)</sup> bestätigen die Allgemeinheit der Einrichtung, deren Wichtigkeit niemand leugnen kann. Ich bemerkte bereits, dass zwischen den Kügelchen eine besondere homogene Substanz liegt, mittelst deren sie einen abgerundeten Haufen bilden. Diese hyaline Substanz hält das Silber sehr schwach fest und färbt sich gelb oder strohgelb und zwar immer intensiver als der Kernsaft.

**Accessorische Körper.** Neben dem Nucleolus färbt das Silbernitrat (bei Alkoholfixierung) oft einige Kügelchen, die gewöhnlich grösser als die nukleolären und unregelmässig im Kernsaft verstreut sind. Diese Körner färben sich stärker als die Nucleoli in den zuvor mit Alkohol fixierten Präparaten, im Gegensatz zu dem Verhalten in den ausschliesslich mit Silbernitrat behandelten, in welchen sie blass erscheinen und gelb oder dunkelgrau gefärbt sind. Sind die Zellen voluminös, so fehlen die accessorischen Körper, was wahrscheinlich nicht durch ihren wirklichen Mangel bedingt ist, sondern durch das erschwerte Eindringen des Silberreagens.

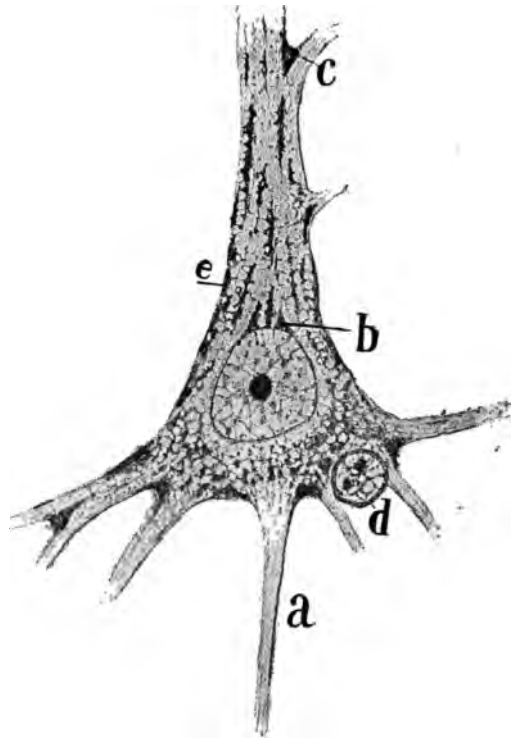
Über die Bedeutung dieser Körper wissen wir nichts; ihre Zahl, Grösse und Verteilungsart wechseln sehr bei den verschiedenen Neuron-typen und den verschiedenen Tieren. Sicher scheint nur, dass ihre chemische Zusammensetzung eine andere ist als die der Nucleoli. Ausser den schon erwähnten Unterschieden der Färbung bei Silbernitrat widerstehen die accessorischen Körper der Einwirkung von Ammoniakformol und Ammoniakalkohol, welche die nukleolären Kügelchen verändern und

sogar aufzulösen vermögen. Vielleicht entsprechen diese Körner den nukleären Bioblasten von Altmann, acidophilen Granulationen, welche von Held<sup>93)</sup> und Levi<sup>94)</sup> bei den Nervenzellen bestätigt wurden. Hingegen ähneln sie in keiner Beziehung den grossen acidophilen Kugeln (paranukleären Körperchen), welche Marinesco<sup>95)</sup> unter Anwendung der Romanowskyschen Methode in den Kernen der Substantia nigra und des Locus coeruleus entdeckt hat, deren einer bis zwei vorhanden sind und deren Durchmesser grösser sein kann als der des Nucleolus.

Weniger klar und bestimmt als die nukleolären Körner und die accessori-schen Körper färbt Silbernitrat manchmal in gelblichem oder rötlichem Tone andere Körner, die zahlreicher sind als die vorhergehenden und oft längs der blassen Trabekeln des nukleären Netzes zu unregelmässigen Reihen und Haufen angeordnet sind. Zwischen ihnen scheint eine fein granulierte Masse, vermutlich ein Proteinniederschlag, zu existieren. Sind diese blassen Kügelchen vielleicht die Oedematinkörner von Reinke?

**Das Protoplasma.** Das Protoplasma der Gehirnpyramiden umfasst wie bei jedem Neuron folgende Bestandteile: die Nissl-Schollen, die Kanäle von Golgi-Holmgren, das Spongionplasma, das Pigment und das Neurofibrillärnetz.

Fig. 24.



Riesenpyramide der motorischen Region des erwachsenen Menschen.

a, Axenzylinder; b, supranucleäre Spindeln; d, Neurogliazelle; e, basiphile oberflächliche Granulation.

Schollen und Körner von Nissl. Diese seit den Arbeiten von Nissl wohlbekannten, von allen Neurologen bestätigten Gebilde sind in den Gehirnpyramiden viel weniger deutlich als in den grossen Zellen des Rückenmarks, des verlängerten Markes und des Kleinhirns. Trotzdem kann man sie an allen Pyramiden, selbst den kleinsten, beobachten, wo sie zu feinen, basiphilen, über das Spongionplasma verstreuten und unterhalb der Membran zu Flecken oder kleinen Haufen vereinten Körnern reduziert erscheinen. Wie ich an verschiedenen Stellen dieses Buches auseinandergesetzt habe, sind die Körnerzellen wie die kleinen Zellen mit kurzem Axenzylinder sehr arm an Nissl-Granulationen, bei mancher dieser Zellen (doppeltgebüschelte Zellen, Zwergzellen mit kurzem Axenzylinder) scheinen sie ganz zu fehlen. Ich erinnere daran, dass die Schollen und Körner von Nissl nur im Zellkörper und im Anfang der Dendriten vorhanden sind; im Radiärschaft setzen sie sich noch etwas weiter fort, reichen aber nie bis in das Endbüschel. Wie Schaffer und Simarro vor einiger Zeit nachgewiesen haben, ist der Axenzylinder wie sein Anfangskegel frei von basiphilen Granulationen.

Ihrem Umfang nach kann man die basiphilen Nisslschen Gebilde einteilen in chromatophile Spindeln oder Schollen und in verstreute Körnchen. Bei den grossen Zellen beobachtet man beide Formen; bei den kleinen Pyramiden pflegen sich nur basiphile, fast gleichförmig über das Spongionplasma verbreitete Granulationen zu finden.

In Fig. 24 stelle ich die Gesamtheit der Schollen und Granulationen von Nissl in einer grossen Pyramide aus der motorischen Region des menschlichen Gehirns dar. Man sieht, dass die Spindeln und Schollen bestimmte Stellen des Spongionplasmas bevorzugen, die, wie wir später sehen werden, mit den Punkten korrespondieren, wo keine Neurofibrillen existieren oder das Neurofibrillennetz schwach und arm an Fäden ist. Bei der Untersuchung mit einer guten apochromatischen Linse erscheint jede Scholle in Gestalt einer fein granulierten lanzettförmigen oder polygonalen Masse, die mit Stacheln besetzt ist. An diese heften sich die blassen Trabekeln des Spongionplasmas. Wie ich<sup>98)</sup> vor einiger Zeit dargetan habe, ist das Innere der Spindel nicht massiv, sondern beherbergt eine Unzahl feiner Vakuolen, deren Scheidewände Trabekeln des Spongionplasmas darstellen. Letztere sind unter sich ver-

wickelt und fast verschmolzen durch die Ablagerung der basiphilen Körner. Bekanntlich verkürzen sich diese in den Dendriten sehr verlängerten Spindeln an der Peripherie des Körpers und nehmen in der Nähe des Kerns jenes Aussehen unregelmässiger Mosaikstücke an, das von Lenhossek mit den Flecken des Tigerfells verglichen hat (Tigroidsubstanz). Zwischen den grossen und konstanten Schollen ist die kegelförmige supranukleäre Kapuze (Fig. 24) zu erwähnen, und die in dem spitzen Winkel der dendritischen Dichotomien gelegenen dreieckigen Massen. Auch pflegen dicke Flecken und Klumpen unter der Zellmembran nicht zu fehlen: die einzige Stelle, wo bedeutende basiphile Haufen sich in den mittelgrossen Nervenzellen zeigen.

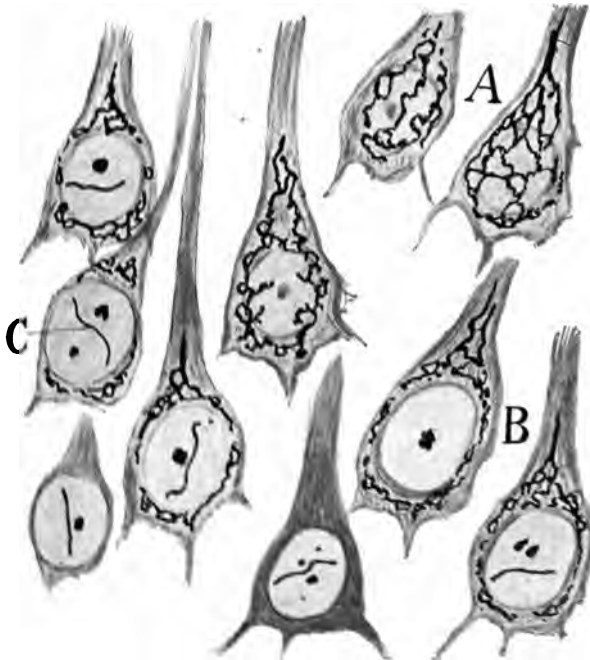
Zwischen den Chromatinschollen erscheint in Nisslpräparaten ein blasses, deutlich retikuliertes Gerüst, das diese Granula unter sich und mit der Zellmembran verbindet. Sollte dieses Trabekelsystem, das vor einigen Jahren von allen Autoren, die zum Studium der Neurone basische und saure Anilinfarben verwendeten, beschrieben worden ist, vielleicht ein wirkliches Organ des Protoplasmas darstellen, oder ist es vielmehr als ein Kunstprodukt, als Wirkung der Koagulation eines Eiweisskörpers des Neuroplasmas an dem Neurofibrillärnetz zu betrachten?

Auf den ersten Blick und wenn man oberflächlich ein nach der Nissl-Methode gefärbtes Präparat mit einem anderen mit einer Neurofibrillenmethode behandelten vergleicht, ist man versucht, beide Netze, das spongioplasmatische und das neurofibrilläre, zu identifizieren. Jedoch eine sorgfältige Untersuchung enthüllt wichtige Unterschiede. Wie wir später sehen werden, besitzt das Neurofibrillengerüst lange und der Länge nach zu Bündeln angeordnete Fäden, welche in Nissl-Präparaten gänzlich fehlen. Diese besitzen dagegen ein System kurzer anastomosierender Trabekeln, welche sowohl an der Kernmembran wie an der Zellmembran befestigt sind, Trabekeln, von denen man an Zellen, deren Neurofibrillen gefärbt sind, keine Spur sieht.

Ausserdem habe ich an den grossen Zellen des Rückenmarks, dessen Neurofibrillengerüst durch Silbernitrat gefärbt wurde, mehr als einmal ein System von blass gefärbten Platten oder Wänden gesehen, welche durch eine Art Schwamm hyaliner Substanz gebildet wurden, in deren Innerm, wie von einer Mauer eingefasst, die Neurofibrillen liegen.

Schliesslich nehmen bei vielen Zellen von Wirbeltieren und namentlich von wirbellosen Tieren (besonders bei Hirudo) die Neurofibrillen nur ein beschränktes Feld des Protoplasmas ein, und es bleiben grosse, mit einer blassen Substanz gefüllte Zwischenräume, in denen nur undeutlich ein Netzwerk von Bälkchen zum Vorschein kommt. Etwas Analoges ist

Fig. 25.



**Golgi-Holmgrensche Kanäle der Pyramidenzellen des Gehirns eines ausgewachsenen Kaninchens.**

A, Netz, Oberflächenansicht; B, Netz, äquatorieil betrachtet; C, Cristalloidstäbchen des Kerns.

den Reagentien dieses blasser Gerüst kompliziert und verdeckt, indem zu einer präexistierenden Einrichtung künstliche, post mortem entstandene Proteinablagerungen treten. Übrigens erfordert dieser Punkt erneute Untersuchungen.

**Golgi-Holmgrensche Kanäle.** Als Golgi<sup>99, 100</sup>) vor einigen Jahren seine etwas modifizierte Methode auf die Untersuchung der Ganglien-

der Fall bei den früh-embryonalen sensiblen Zellen der Säugetiere.

Auf Grund aller dieser Beobachtungen neige ich zu der Annahme, dass ausser dem Neurofibrillennetz ein System von Platten oder kurzen Trabekeln existiert, das von einer für die Neurofibrillenmethoden wie für die basischen Anilinfarben unfärbaren Substanz gebildet wird. In diesem Spongionplasma dürften die Neurofibrillen und die Chromatinspindeln enthalten sein. Es ist auch möglich, dass der Einfluss der koagulierenden

zellen des Rückenmarks anwandte, fand er in deren Protoplasma und in der Nähe des Kerns einen netzartigen, von kurzen, soliden Trabekeln gebildeten Kranz. Diese Trabekeln waren unabhängig vom Spongioplasma und ohne Beziehung zu dem Kern noch zur Zellmembran. Dieses eigentümliche System von anastomosierten Trabekeln, das er inneren Netzapparat nannte, wurde an verschiedenen nervösen und drüsigen Typen von Veratti, Sala und Negri bestätigt.

In den letzten Jahren aber hat sich dank den Beobachtungen von Holmgren<sup>90, 101</sup>), Retzius<sup>102</sup>) und Studnicka<sup>103</sup>) die Ansicht über das erwähnte Netz geändert, und es überwiegt die Idee, dass der interessante von Golgi entdeckte Apparat nichts anderes ist als ein System von inneren Höhlen oder Röhren, die mit nutritiver Flüssigkeit gefüllt sind und vielleicht mit den äussern Plasmaräumen in kontinuierlicher Verbindung stehen. Holmgren, der diesem Punkte eine besondere Aufmerksamkeit und zahlreiche Arbeiten gewidmet hat, fügt noch eine Auffassung hinzu, die bis jetzt wenigstens für die Mehrzahl der Nervenzellen noch keine Bestätigung gefunden hat: danach dringen in das Innere der erwähnten intraprotoplasmatischen Sinus die Fortsätze einer besonderen Art nutritiver Zellen, die in der Nähe des Neuron liegen und wahrscheinlich Neurogliazellen sind (Theorie des Neurospongiums).

Meine mit der Silbernitratmethode sowohl bei den Neuronen wie bei den Epithelialzellen der wirbellosen und der Wirbeltiere ausgeführten Untersuchungen lassen mich annehmen, dass in der Tat der Netzapparat von Golgi ein System von intraprotoplasmatischen Höhlen oder Röhren darstellt, die vielleicht bei allen grossen Zellen der Tiere konstant sind. Jedoch habe ich, in Übereinstimmung mit den von den Beobachtern der italienischen Schule<sup>106</sup>) gewonnenen Resultaten und den neuesten von Kopsch<sup>104</sup>) und Misch<sup>105</sup>), keine Kommunikation mit der Umgebung auffinden können<sup>91, 107</sup>); ich vermute, dass die von Holmgren beschriebenen Zellen des Neurospongiums eine ausnahmsweise Einrichtung der Ganglien der Gasteropoden oder anderer Tiere bilden, die sich heutzutage noch nicht für die höheren Wirbeltiere verallgemeinern lässt. Ich bestreite indes nicht, dass bei vielen Epithelzellen nach aussen kommunizierende Röhren vorhanden sind, da ich<sup>91</sup>) selbst und mein Assistent Sanchez<sup>108</sup>) sie bei verschiedenen wirbellosen Tieren ge-

funden haben. Aber da ich niemals die Verbindung der erwähnten Berieselungskanäle mit dem Golgischen Netz beobachtet habe, so glaube ich, dass es sich um verschiedene und auch mit verschiedenen Funktionen verknüpfte Dinge handelt. Nach meiner Meinung stellen diese trichterförmig an der Zellperipherie endenden, im Darmepithel von *Hirudo* und gewissen Krustazeen so zahlreich vorhandenen Kanäle einen echten Ernährungsapparat dar, der mit den Lymphräumen in Verbindung steht, während der Golgi-Holmgrensche Apparat ein geschlossenes Kanalsystem bildet, vielleicht homolog dem komplizierten kontraktiven Bläschen der Infusorien, das etwas wie der Digestivapparat der Zelle sein dürfte.

Ich übergehe jedoch die Bedeutung des Golgischen Apparates und sein Verhalten bei den verschiedenen Geweben der Wirbeltiere und der wirbellosen und bemerke noch etwas über seine Beziehung zu den Gehirnpyramiden, wo er von Soukanoff<sup>109)</sup> mit dem Golgi-Verfahren und von mir<sup>91)</sup> mit der neuen Silbermethode gefärbt worden ist.

In Fig. 25 stelle ich die intraprotoplasmatischen Sinus dar, so wie sie in der Gehirnrinde des erwachsenen Kaninchens zu sehen sind. Man bemerkt ihre relative Feinheit, da sie oft in der Umgebung des Kerns ein flaches Netz bilden, ein Netz, dessen gewundene Trabekeln manchmal breite und polygonale Maschen, andermal enge und fast runde Räume begrenzen. Bei den etwas grösseren Pyramidenzellen ist dieses Netz komplizierter, dicker und zeigt konstant eine starke Verlängerung oder ein doppeltes Trabekel, das sich in den Radiärfortsatz begibt, wo es sackartig zu enden scheint. Weniger häufig beobachtet man eine nach den Basildendriten gerichtete Verlängerung oder Schlinge des Röhrenapparats, die aber nicht in deren Inneres eindringt. Die oberflächlichen Schichten des Protoplasmas haben keine Röhren. Wie man ersieht, stimmt meine Beschreibung im wesentlichen mit der von Soukanoff trotz der Verschiedenheit der angewandten Methoden überein.

In derselben Figur bietet der Kern eine besondere Eigentümlichkeit: ein sehr dünnes Stäbchen, welches das Silbernitrat sehr deutlich färbt, wenn es in schwachen Lösungen angewendet wurde. Dieses Fädchen, schon von Mann, Lenhossek und Holmgren beobachtet, stellt wahrscheinlich ein Kristalloid der Nervenzelle dar.

**Pigment.** — Die Pyramiden des erwachsenen und besonders des bejahrten Menschen enthalten Konglomerate eines gelblichen, braunen oder sogar schwarzen Pigments. Es besteht aus bald runden, bald unregelmässigen, oft innerhalb des Haufens zu Gruppen oder selbst zu Paaren vereinigten Körnern.

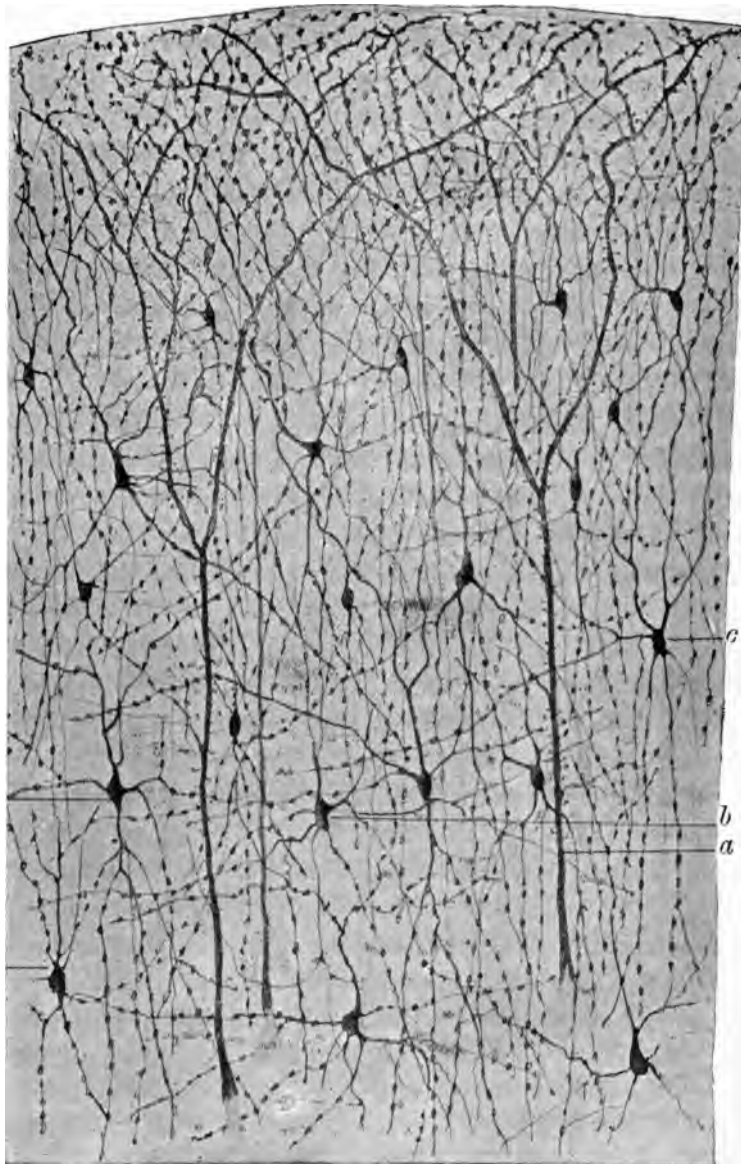
Die Lage des Farbstoffkonglomerats wechselt. Bei den Zellen *A, B* der Fig. 31, einem 50jährigen Manne entstammend, befinden sich die Pigmentkörner zuweilen unterhalb des Kerns und etwas seitlich, um dem Neurofibrillenbündel, das vom Kern zum Axenzylinder zieht, einen Durchgang zu lassen, zuweilen im seitlichen Teil des Körpers in der Höhe des Kerns oder etwas weiter oben (Fig. 31 *C, D*).

In den Gehirnpyramiden scheinen jene grossen acidophilen Körner nicht zu existieren, welche verschiedene Autoren im Protoplasma der grossen Ganglienzellen, besonders der sensiblen, sympathischen, und der Zellen des Locus coeruleus gefunden haben. Bis jetzt wenigstens hat das Bendasche Verfahren, von Olmer<sup>110</sup>) mit gutem Erfolg zu ihrer Färbung benutzt, sowie das von Romanowski, mit welchem Marinesco<sup>95</sup>) bei der Untersuchung dieser grossen Protoplasma-Kugeln in den Ganglien und dem Locus coeruleus schöne Resultate erzielte, mir nicht gestattet, in den menschlichen Pyramiden acidophile oder acido-basiphile Protoplasmaegebilde oder -einschliessungen zu finden. Dagegen zeigten sie sich mir sehr zahlreich in den Zellen des Rückenmarks und verlängerten Marks des alten Hundes, wo ich sie sehr deutlich mit Goldchlorür gefärbt habe, das sie rötlich erscheinen lässt (Fixierung der Stücke in Alkohol; Schnitte eine Stunde lang in Goldchlorür behandelt, gewaschen und der Sonne ausgesetzt in Wasser mit Essigsäure).

**Neuroplasma.** — Wie bei allen Zellen sind die Maschen des Protoplasmanetzes gefüllt mit einer durchscheinenden Flüssigkeit, in welcher die fixierenden und koagulierenden Agentien Eiweissniederschläge hervorrufen. Natürlich verhindern die Kleinheit der Räume, in welchen sich diese Flüssigkeit befindet, und die Unmöglichkeit, sie im Leben isoliert zu untersuchen, die Bestimmung ihrer chemische Zusammensetzung, die sehr kompliziert sein muss. Wir wissen von ihr nichts weiter, als dass sie wahrscheinlich die fuchsinophilen Granuli Altmanns oder Neurosomas Helds enthält, sowie eine noch ganz unbekannt Substanz, die



Fig. 26.



**Hirnrinde der ausgewachsenen Katze. Ehrlichsche Methode.**

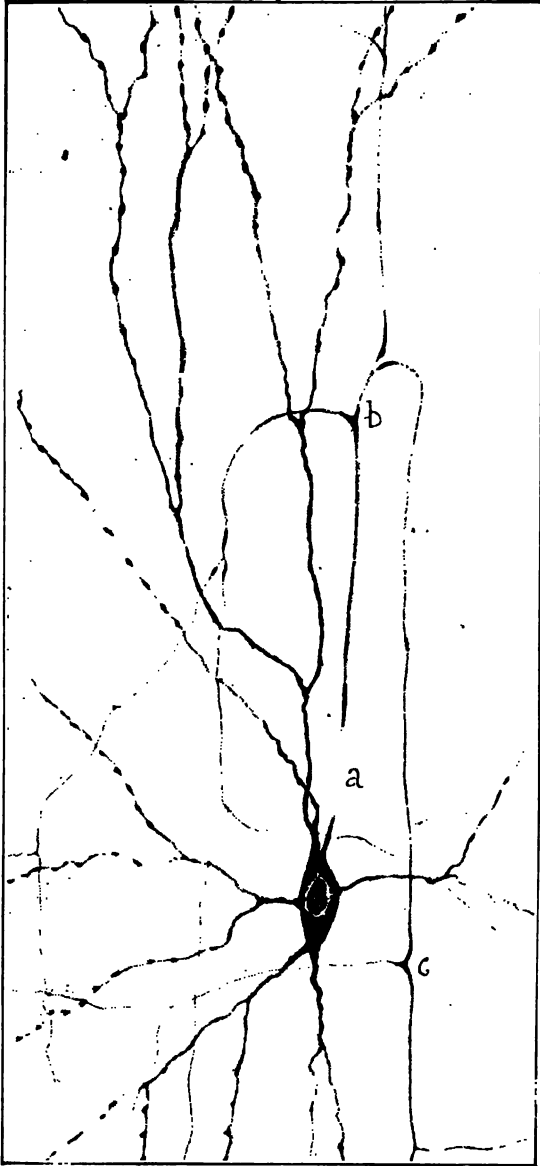
Nur die Zellen mit kurzem Axenzylinder sind gefärbt, ebenso einige Schäfte von Pyramiden. — *a*, Schaft einer Riesenpyramide; *b*, *c*, Zellen mit kurzem Axenzylinder.

ich als cyanophile bezeichnet habe, weil sie beim Zutritt des Luftsauerstoffs das Methylenblau der Ehrlichschen Methode festhält.

Wenn wir aus der Intensität der Färbung auf den Reichtum an cyanophiler Substanz schliessen dürfen, so könnte man behaupten, dass sie in grösserer Menge in den Zellen mit kurzem Axenzylinder als in den mit langem existiert und reichlicher in den Dendriten als in den Anfangsstück des Axenzylinders und in den Nervenverzweigungen. Jedoch wirken bei dem Vorgange der Festhaltung des Methylenblaus verschiedene Bedingungen mit, welche die Intensität der Färbung beeinflussen und es verhindern, mittelst jenes Phänomens die Menge der für die Plasmafärbung empfänglichen Substanz zu bemessen. Dies sind: die grössere oder geringere Quantität von in den verschiedenen Abschnitten der Zelle oder in ihrer Umgebung vorhandenen, das Methylenblau reduzierenden Substanzen, und die wechselnde Leichtigkeit, mit welcher die Luft zum Neuronprotoplasma gelangen, die Leukobase oxydieren und die Farbe wiederherstellen kann. Jedenfalls und soweit das Gehirn in Betracht kommt, ist die grosse Leichtigkeit und die Intensität, mit welcher sich alle grossen und mittelgrossen Zellen mit kurzem Axenzylinder (bei Hund und Katze) färben, hervorzuheben, sowie die Unmöglichkeit, von einer Pyramide mehr als den Schaft und das dendritische Endbüschel zu imprägnieren (Fig. 26, *a*). Man könnte sagen, dass der Körper und die Basildendriten (nicht der Axenzylinder, der sich gut zu färben pflegt) eine beträchtliche Menge reduzierender Substanzen besitzen oder eine geringe Menge cyanophiler Substanz. In Fig. 26 zeige ich das Aussehen eines Stückes aus der Hirnrinde der Katze, das mit der Ehrlichschen Methode gefärbt ist. Man beobachtet hier, dass das Methylenblau nicht nur von den Zellen mit kurzem Axenzylinder (Details Fig. 27), sondern von den Martinottischen Zellen oder den Zellen mit aufsteigendem Axenzylinder angezogen worden ist.

**Neurofibrillennetz.** — Um diese summarische Studie über die Struktur der Gehirnzelle zu beschliessen, will ich nun das Wesentlichste, was man über das vor vielen Jahren von M. Schultze entdeckte, aber erst in neuester Zeit von S. Apathy<sup>111)</sup> bei den wirbellosen Tieren, von A. Bethe<sup>83)</sup> bei den Säugetieren dargestellte und erforschte Neurofibrillenskelett des Protoplasmas wissen muss, auseinandersetzen.

Fig. 27.



Eine Zelle mit kurzem Axenzylinder aus der Hirnrinde der Katze, nach der Ehrlichschen Methode gefärbt.

Details des Ursprungs und der Verzweigungen des Axenzylinders.

Es soll hier keine historische Darstellung der Ansichten über die Neurofibrillen und ihre physiologische Bedeutung erfolgen. Eine Kritik derselben haben verschiedene moderne Autoren, besonders Lenhossek<sup>112</sup>), Donaggio<sup>113</sup>), ich<sup>91, 114</sup>), van Gehuchten<sup>115</sup>), Retzius<sup>116</sup>), Nageotte<sup>117</sup>), Lugaro<sup>118</sup>), Held<sup>119</sup>) usw. gegeben. Hier will ich nur die auf die Neurofibrillentextur der Gehirnpyramiden bezüglichen Punkte erwähnen.

Seit Meynert und den Neurologen seiner Schule, die schon auf die fibrilläre Textur der grossen motorischen Zellen (Betzsche Zellen) hinwiesen, ist es Bethe gewesen, der die Kenntnis der Neurofibrillen der Gehirnpyramiden gefördert hat. Auf seine Arbeiten folgten die Bestätigungen und Erweiterungen von mir<sup>91</sup>), van Gehuchten<sup>115</sup>), Bielschowsky<sup>120</sup>), Donaggio<sup>113</sup>), Joris<sup>123</sup>), Rossi<sup>121</sup>) und Michotte<sup>122</sup>). Diese

Untersuchungen bestätigten nicht allein die fundamentale Tatsache des Vorhandenseins der Neurofibrillen, sondern brachten noch das interessante Ergebnis, dass die Neurofibrillen netzartig angeordnet sind, und korrigierten wichtige Mängel und Irrtümer in der Auffassung des Strassburger Physiologen.

Es genügt, einen Blick auf die Fig. 31, 33 u. 34 zu werfen, welche Pyramidenzellen der menschlichen Rinde reproduzieren, und sie mit der von Bethe<sup>124</sup>) veröffentlichten, von zahlreichen Autoren\*) kopierten Zeichnung zu vergleichen, um zu erkennen, dass dieser Gelehrte mit seiner Methode nur einen sehr unvollständigen Teil des Neurofibrillengerüsts zu färben vermochte. In der erwähnten Figur Bethes (wo man nur eine Anzahl dicker, glatter, selbständiger Neurofibrillen sieht, die von Dendrite zu Dendrite und vom Schaft zum Axenzylinder ziehen) müssen wir ein theoretisches Schema erblicken, bei welchem die objektiven Wiedergaben nur einen sehr kleinen Teil ausmachen.

Hier ist wie bei anderen Dingen die Wirklichkeit viel komplizierter als unsere Auffassung und lässt sich schwer in unsere wissenschaftlichen Schemata zwingen. Meine Beobachtungen, die mit einem Färbeverfahren angestellt wurden, das zuverlässiger und ausdrucksvoller ist als das von Bethe, zeigten mir, dass die Neurofibrillen nicht nur der menschlichen Pyramiden, sondern sogar die des Kaninchens und der Maus unzählbare sind und ein sehr feines und kompliziertes Gerüst bilden, in dem es völlig unmöglich ist, eine Faser quer durch den ganzen Zellkörper zu verfolgen. Man muss also gänzlich auf die Analyse der wirklichen Verhältnisse und Verbindungen dieser Fädchen bei den grossen Pyramidenzellen des Menschen verzichten; das Problem ist nur zu lösen, indem man zuerst, wie ich es getan habe, die embryonalen Pyramiden (von Hund, Katze) sowie die Pyramiden der ausgewachsenen kleinen Säugetiere studiert. Beim Menschen wird man gleichwohl interessante Daten über die Disposition der Neurofibrillen erlangen, wenn man die

---

\*) Man betrachte die Fig. 19, D, des Buches von Bethe<sup>124</sup>), die in den Büchern von Edinger, Obersteiner usw. kopiert ist. Ganz dasselbe, eine unvollständige Imprägnierung verratende Aussehen zeigen auch die Figuren von Bielschowsky<sup>120</sup>), und es ergibt sich daraus, dass auch dieser Autor nicht die Neurofibrillennetze im Innern des Protoplasmas der Gehirnpyramiden gesehen hat.

kleinen Pyramiden und die kleinen Zellen der Körnerschichten untersucht. Wir wollen dieses Studium mit den Neurofibrillen der Nager beginnen.

**Neurofibrillen des Kaninchenhirns.** — Am besten eignen sich für die Untersuchung die mittelgrossen Pyramiden und polymorphen Zellen, bei welchen die Protoplasmaschicht und somit die der um den Kern herum gelegenen Neurofibrillen sehr zart und durchscheinend ist.

Die Untersuchung dieser Zellen mit einem apochromatischen Objektiv (1,30, 2 mill.) lässt sehr leicht erkennen, dass nicht alle Neurofibrillen dasselbe Aussehen und dieselbe Länge haben. Wie ich in meiner ersten Arbeit über diesen Gegenstand angegeben und wie es van Gehuchten, Marinesco, Rossi, Michotte usw. bestätigt haben, besteht das Gerüst aus zwei Arten von Fäden: dicken, langen, die sich mehr oder weniger kaffeebraun färben und häufig zu Bündelchen angeordnet sind (primäre Fäden), die wahrscheinlich den von Bethe beobachteten und den selbständigen Fasern von Donaggio entsprechen; und kurzen, blassen Fäden, die Äste der ersteren zu sein scheinen und vermöge deren alle zusammen ein grosses Netz, ein festes System (die sekundären Fäden) bilden. Diese blassen und kurzen Fibrillen sind besonders deutlich in der Umgebung des Kerns und in der Basilar-gegend des Zellkörpers; in den Dendriten und dem Radiärschaft überwiegen die primären Fäden so sehr und erscheinen sie so dicht, dass es ganz unmöglich ist, zu unterscheiden, ob zwischen ihnen sekundäre oder anastomotische Neurofibrillen existieren. Diese Netzstruktur des Zellkörpers ist auch von van Gehuchten, Michotte, Joris und Rossi beobachtet worden, von letzterem in den menschlichen Pyramiden mit Hilfe einer besonderen Goldchlorür-Färbung.

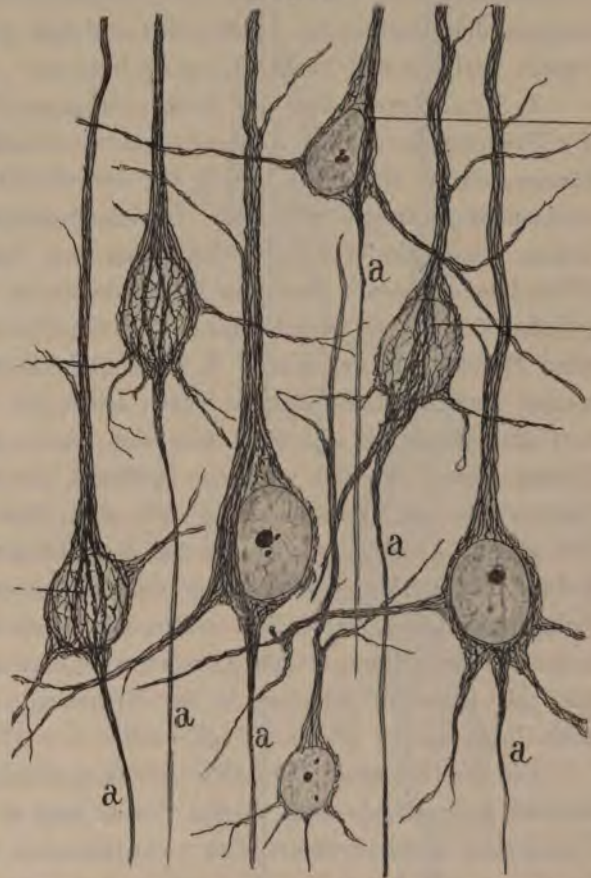
Die Hauptneurofibrillen pflegen gewunden und etwas granuliert zu sein und sind grossenteils radiär gerichtet; sie bilden verschiedene Züge oder Bündel, die durch helle Zwischenräume getrennt sind, in denen nur vereinzelte, selbständige Neurofibrillen und einige sekundäre Fäden zu erkennen sind. Diese Züge kann man einteilen in einen axialen oder Hauptzug und in seitliche oder abgeleitete.

Der Hauptzug, welcher bei manchen kleinen Zellen der einzige gut erkennbare ist, zieht an einer Seite des Kerns vorbei und erstreckt

sich vom Radiärschaft zum Axenzylinder (Fig. 28). Oft verdrängt er den Kern bis zur Peripherie, und dieser erscheint an einem guten Teil seiner Oberfläche bedeckt mit einer zarten Schicht von Protoplasma, die fast des Neuro-

fibrillengerüsts beraubt ist (Fig. 28). Die seitlichen Züge werden dargestellt durch feine, lockere Bündel, die zuweilen ineinander übergehen und vom Radiärschaft zu den unteren Dendriten reichen. Bogenförmige, d. h. von einer Basildendrite zur andern sowie von diesen zum Axenzylinder verlaufende Fasern sind ebenfalls sichtbar, jedoch sind es nicht unabhängige Bahnen, wie Bethe vermutet, sondern sie verzweigen sich in ihrem Verlauf durch die untere Region des Körpers und gehen mit dem Rest des Fädengerüsts Kontinuitätsverbindungen ein.

Fig. 28.



Nervenzellen der Hirnrinde eines wenige Monate alten Kaninchens.

a, Axenzylinder (Silberimprägnierung).

Verfolgt man die für den Axenzylinder bestimmten Neurofibrillen, so sieht man bald, dass in dem Ursprungskegel desselben aus allen Gegenden des Reticulums stammende Fäden zusammenlaufen, vor allem aber das schon erwähnte starke radiäre oder Hauptbündel, welches

aus dem in der ersten Schicht des Gehirns verzweigten Fortsatz kommt. Diese Züge verdichten sich allmählich und erzeugen schliesslich in dem Scheitel des Axenzylinderkegels einen so zusammengedrängten und dunklen Strang, dass seine Bestandteile nicht erkennbar sind; weiterhin wird der Axenzylinder noch dünner und etwas blass, und zuletzt, im Niveau des Beginns der Markscheide, verbreitert er sich wieder und nimmt eine dunkle Färbung und leichte Längsstreifung an.

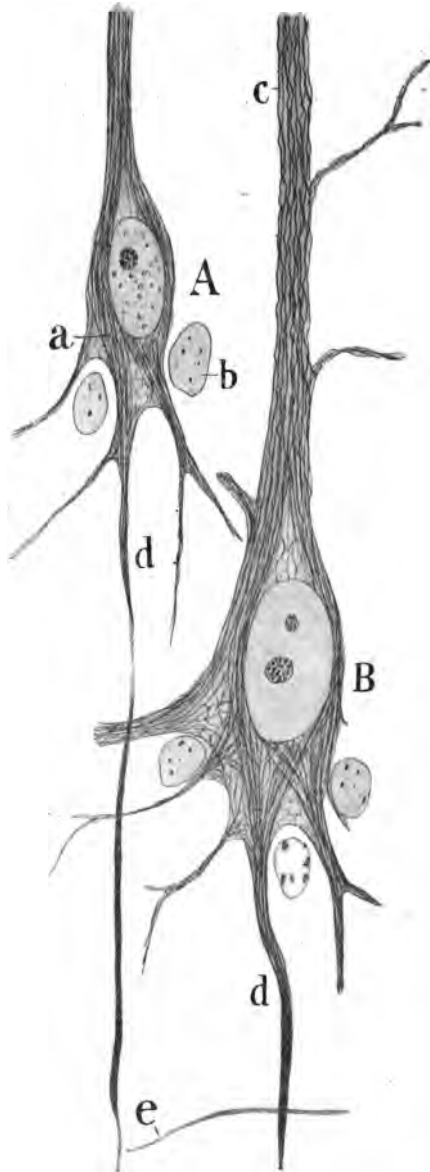
In den Nervenzellen des ausgewachsenen Gehirns ist die Analyse des Ursprungskegels des Axenzylinders zu schwer, um entscheiden zu können, ob an dieser Stelle sich die Neurofibrillen darauf beschränken, aneinander zu treten, wie Bethe versichert, oder ob die einen mit den andern anastomosieren und zahlreiche von ihnen (in sehr spitzem Winkel entsprossene) Äste von Fäden darstellen, die neben dem Axenzylinder liegen. Untersucht man aber die Pyramiden des einige Tage alten Hundes und der Katze, d. h. zu einer Zeit, wo das Gerüst noch wenige Fasern enthält und sie relativ leicht bis zum Axenzylinder sich verfolgen lassen, so überzeugt man sich unschwer, dass in der Tat im Niveau desselben eine wirkliche Synthese von Neurofibrillen vermöge Konvergenz und Verschmelzung der einen mit den anderen besteht. Die gleiche Anordnung habe ich bei den Mitralzellen des Bulbus olfactorius, den Purkinjeschen Zellen des Kleinhirns und vielen anderen Zellen beobachtet. Überdies wollen wir nicht vergessen, dass die erwähnten Verzweigungen der Axenfasern sich, wie Apathy nachgewiesen hat, mit absoluter Klarheit in der Ursprungsgegend der Axe bei den wirbellosen Tieren zeigen (Ganglienzellen von *Hirudo* und *Lumbricus*).

Die beschriebene Reduktion der Neurofibrillen des Axenzylinders erreicht gelegentlich einen solchen Grad, dass es unmöglich ist, an der Kegelspitze des Nervenfortsatzes mehr als eine Neurofibrille zu sehen. In dieser Beziehung ist sehr interessant das Verhalten bei den Sternzellen des Kleinhirns (Korbzellen). Nach meinen neuesten Untersuchungen<sup>126)</sup> verwandelt sich die äusserst zarte und fast unsichtbare Neurofibrille, auf die der Nervenfortsatz an der Kegelspitze reduziert bleibt, alsbald durch Verzweigung und Hypertrophie in ein starkes Bündel von Neurofibrillen, die sich im Niveau der Nervenendverzweigungen noch vervielfältigen (Fig. 37).

Wahrscheinlich existieren beträchtliche Reduktionen des Neurofibrillenkontingents auch im Niveau der Einschnürungen der zerebralen Axenzylinder analog dem, was man nach Retzius<sup>116)</sup> an den peripheren Nervenfasern beobachtet, und steigern sie sich noch am Ursprung der Kollateralen, welche beim Austritt aus dem Nervenfortsatz so blass und zart werden, dass ihr Ausgangspunkt sehr schwer zu finden ist und sie aus einer einzigen, sich später vielfältigenden Neurofibrille zu bestehen scheinen. Diese axoniforme Fibrille ist von Tello<sup>92)</sup> bei jungen Vögeln gesehen worden, dagegen scheinen Bielschowsky und M. Wolff sie nicht gesehen zu haben<sup>126)</sup>, denn nach ihren Zeichnungen zu urteilen, müssen sie für einen Axenzylinder eine Dendrite gehalten haben, eine Verwechslung, die bei der Feinheit vieler Protoplasmafortsätze sehr leicht möglich ist.

Im Niveau des Hauptschafts und der Dendriten der Gehirnpyramiden verdichten sich die Neurofibrillen zu einem Bündel und scheint ihre Zahl abzunehmen, obgleich das schwer zu bestimmen ist. Der so gebildete Strang ist locker und ohne deutliche Netzbildung, wie ich, van Gehuchten, Michotte, Rossi und Joris beobachtet haben, und von

Fig. 29.



Grosse Pyramidenzellen des ausgewachsenen Kaninchens (Motorische Gegend).

a, Neurofibrillen für den Axenzylinder d; b, Neuroglialkern; e, Kollaterale.



ihm trennen sich allmählich Neurofibrillen zur Erzeugung von kollateralen Dendriten. Beim Kaninchen sind die Neurofibrillen des Schafts viel lockerer; sie liegen vorzugsweise unter der Membran und lassen eine helle Axe, die fast frei von Längsfasern ist. Oft zeigen diese Schaft-Neurofibrillen spiralförmigen Verlauf und leicht verdickte Stellen.

Bei der Mehrzahl der dendritischen Verzweigungen schien es mir, dass die aus dem Körper hervorgegangenen Neurofibrillen sich darauf beschränken, im spitzen Winkel sich abzusondern; das gleiche Verhalten haben van Gehuchten, Bielschowsky, Joris usw. beobachtet. Ab und zu jedoch ist der Vorgang komplizierter, die heraustretende Neurofibrille kann durch Teilung eines Primärfadens entstehen, der seinen Lauf im Hauptschaft fortsetzt. Gelegentlich, besonders im Beginn dicker Äste und an den Endbifurkationen des Schafts erscheint ein echtes verwickeltes Netz von sekundären Fäden, vermöge dessen sich die Neurofibrillen des Schafts und der Äste untereinander verbinden. In schlecht gefärbten Präparaten\*) sind diese Sekundärtrabekel nicht sichtbar; es scheint, dass die Faser des Winkels, d. h. diejenige, welche von einem Ast zum anderen zieht, einen Bogen mit peripherer Konkavität bildet; aber dieser Irrtum schwindet leicht, wenn man stark gefärbte Schnitte untersucht und vor allem junge Pyramidenzellen, die, wie ich bemerkt habe, für die Analyse so feiner Details sehr günstig sind. Diese Anastomosen am Ursprungspunkte der Dendriten sind auch von Michotte<sup>122)</sup> erkannt worden.

Wie enden die Neurofibrillen in den letzten dendritischen Ästen? Verfolgt man die Äste des Endbüschels des Pyramidenschaftes oder die dünnsten Äste der Basilardendriten, so bemerkt man, dass in dem Masse,

\*) Diesem Fehler in der Färbung, dem bei Betheschen Präparaten nicht abzuheben ist, muss man es zuschreiben, dass dieser Gelehrte die Existenz von bogenförmigen neurofibrillären oder interdendritischen Bahnen, die keine Verbindung mit dem Körper und dem Axensylinder haben, verteidigt. Ich habe Rückenmark-Originalpräparate von Bethe selbst untersucht und mich davon überzeugt, dass seine Methode mit einiger Intensität nur die Primär- oder dicken Fäden färbt, die immer wie Reihen von bläulichen Granulationen anzusehen sind. Aber auch so habe ich, wenngleich sehr unbestimmt, bei den Bifurkationen der Dendriten etwas wie ein blaues, mit den bogenförmigen Fibrillen verbundenen Netz gesehen. Ein ähnliches Aussehen findet sich in Schnitten der Betheschen Methode, die ich hergestellt habe, und in Präparaten nach der Methode von Donaggio.

als die Teilungen sich vervielfältigen und die Protoplasmafortsätze sich verfeinern, die Färbung verblasst. Es lässt sich jedoch nachweisen, dass die letzten äusserst zarten Ästchen (denn der neuroplasmatische Überzug fehlt) aus einer einzigen sehr dünnen und blassen Neurofibrille bestehen. Gerade wegen dieser Feinheit der Faser und Schwäche der Silberreaktion ist es oft unmöglich, die Protoplasmaäste bis zu ihrer Endigung zu verfolgen.\*) Eine analoge Schwierigkeit treffen wir in der Punktsubstanz der Ganglien der wirbellosen Tiere, und dies sowohl bei Schnitten mit Silbernitrat, wie in denen mit Goldchlorür; was die dicken, über die genannte Ganglienregion verzweigten Neurofibrillen anlangt, so verwandeln sie sich in sehr feine Fäden, deren Durchmesser nicht mehr als  $0,2 \mu$  beträgt. Die Färbung verblasst allmählich, so dass das Ende nicht aufzufinden ist. Aus diesem Grunde ist die Behauptung von Apathy nicht zutreffend, der, weil er in seinen Präparaten der Punktsubstanz von *Hirudo* (natürlich infolge mangelhafter Färbung) die Fibrillenenden nicht sehen konnte, die Existenz eines interstitiellen Netzes annimmt, das Keiner mit irgendeiner Methode hat beobachten können. Es ist zu bemerken, dass die Präparate von Golgi und Ehrlich für die Analyse der letzten Faserendigungen viel geeigneter sind, als die neurofibrillären, weil sie ausser intensiver Imprägnierung der feinsten Verzweigungen der Punktsubstanz eine viel grössere Zahl von Endverzweigungen färben, als die Methode von Apathy und die meinige. Dasselbe ist zu sagen von dendritischen Geflechten des Gehirns und Kleinhirns der Säugetiere. Wie vollständig auch eine neurofibrilläre Imprägnation der Dendriten sein mag, sie wird immer an Reichtum und Länge feiner Dendriten und von Nervenverzweigungen durch eine gute Chromsilberfärbung übertroffen. Als Ausnahme müssen wir jedoch das Kleinhirn erwähnen, in welchem wohlgelungene Färbungen der Neurofibrillen mir gestatteteten, das Ende

---

\*) In der Fig. 26 seines Buches <sup>124</sup>) zeigt Bethe in der Umgebung eines Radiärschafts einer Pyramide ein Golgi-Netz, dessen Bälkchen sich vermöge von Stacheln in das interstitielle Nervennetz der grauen Substanz fortsetzen (diffuses Golginetz). Es ist überflüssig, zu sagen, dass diese Figur eine unerweisliche Hypothese darstellt. Ausserdem haben die Kollateralstacheln keine Neurofibrillen, wie ich nachgewiesen und van Gehuchten und Michotte bestätigt haben, und können deshalb nicht als Verbindungsbrücken zwischen den beiden behaupteten Netzsystemen dienen.

der Dendriten (Purkinjesche Zellen, Sternzellen, Körner) und die Spitzen der Nervenverzweigungen (Körbe der Purkinjeschen Zellen) mit absoluter Deutlichkeit zu beobachten. In solchen Präparaten bestätigt sich die früher ausgesprochene Behauptung, dass die letzten Dendriten, wenn sie dünn sind, eine einzige frei endigende Neurofibrille besitzen. Die dicken Dendritenenden wie die der Purkinjeschen Zellen zeigen oft ein sehr blasses Neurofibrillennetzchen. In keinem Falle beobachtet man jene von Joris<sup>125</sup>) erwähnten Anastomosen zwischen den dendritischen Neurofibrillen und den Nervenendfasern. Die Kollateralstacheln färben sich niemals; wahrscheinlich haben sie keine Neurofibrillen.

Was die Enden der Nervenfasern anlangt, so ist es nicht möglich, sie in Neurofibrillenpräparaten des Gehirns anzutreffen. Schliesst man per analogiam, so darf man annehmen, dass sie, wie die Endäste der Purkinjeschen Körbe, ebenfalls frei enden mit zarten, blassen, von einer oder mehreren Neurofibrillen gebildeten Spitzen. Ich erinnere bei dieser Gelegenheit daran, dass es Nervenendigungen gibt, bei denen die Neurofibrillen intraprotoplasmatische Netze, Endschlingen oder -zirkel bilden; dies sind: die Verdickungen der motorischen Plaques<sup>127</sup>) und der Moosfasern des Kleinhirns (nach mir), die Endscheiben der kürzlich von Dogiel mit der Silbernitratmethode<sup>128</sup>) studierten Grandry'schen Körperchen der Vögel und die von Tello<sup>129</sup>) untersuchten sensiblen Endigungen der Haut und der Tasthaare. In Wirklichkeit und wenn man die Gesamtheit der Nervenendigungen in den Zentren in Betracht zieht, finden sie auf drei Arten statt: a) durch Nester, deren letzte Fibrillen sich mit der eingefassten Nervenzelle mittelst eines Endknopfes (Auerbach'scher Knopf bei den motorischen Zellen) in Kontakt setzt; b) durch Endverdickungen, in denen die Neurofibrillen ein Netz bilden; und c) durch Bündel von Neurofibrillen, die mit freier Spitze enden (Körbe im Kleinhirn, Nester im Gehirn usw.).

Wenn man anstatt kleiner und mittelgrosser Pyramiden Riesenzellen der motorischen Rindengegend des Kaninchens untersucht, so erscheint das Verhalten der Neurofibrillen sehr kompliziert, und die Analyse des Verlaufs und der Verbindungen der Fibrillen ist beträchtlich erschwert. Bei diesen Zellen hat die Protoplasmarinde des Körpers eine erhebliche Dicke erreicht, und die Neurofibrillen bilden nicht getrennte Bündel,

sondern eine kontinuierliche Formation von plexiformem Aussehen und besät mit länglichen Löchern, welche den Nisslschen Spindeln entsprechen. Vermöge dieser Kompliziertheit sind die Sekundärfäden sehr schwer zu unterscheiden; sie erscheinen nur an einigen Stellen, wo das Netz etwas locker ist.

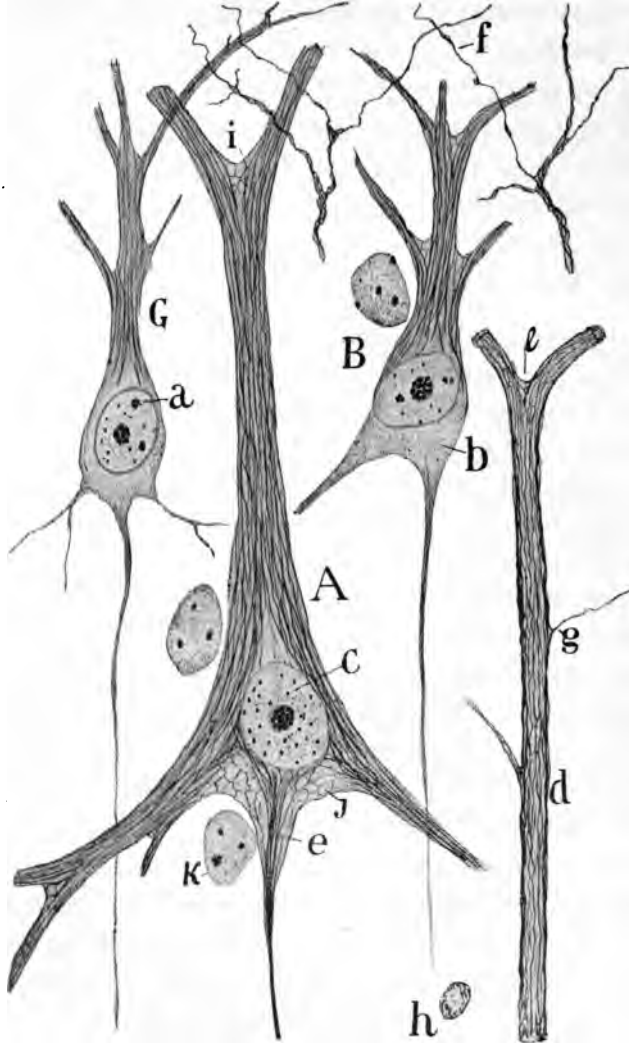
Bei diesen grossen Zellen und vielleicht noch häufiger bei den mittelgrossen zeigen sich manchmal zwei Neurofibrillengeflechte, ein zartes, dichtes, in der Umgebung des Kerns gelegen (perinukleäres Geflecht), und ein schlafferes, starkes, umfangreiches, vorwiegend von Radiärbündeln gebildet, welches den Rest des Protoplasmas einnimmt (Haupt- oder Rindenplexus).

Diese perinukleäre Verdichtung der Neurofibrillen, zuerst von Donaggio<sup>130)</sup> bei den Zellen des Rückenmarks erwähnt, ist von mir<sup>131)</sup> in fast allen Nervenzentren der Säugetiere und Vögel, und von Tello<sup>129)</sup> bei den Reptilien genau studiert worden. Wie meine Untersuchungen zeigten, empfängt das erwähnte tiefe Geflecht oft (Rückenmark, verlängertes Mark, Kleinhirn, sympathische Ganglien usw.) dichte Bündelchen, welche unabhängig sind von den oberflächlich von Dendrite zu Dendrite ziehenden und nach ihrem Austritt aus dem Axenzylinder und den Protoplasmafortsätzen sich verzweigen und beim Kern sich anastomosieren, um in dessen Umgebung ein perinukleäres, kompliziertes Netz zu bilden. Im Gehirn, wiederhole ich, ist dieses perinukleäre Netz schwer zu sehen, nicht dagegen in jungen Neuronen, in welchen es relativ deutlich erscheint, und bei manchen kleinen Pyramiden aus dem ausgewachsenen Zustande.

Die Bedeutung des perinukleären Neurofibrillenplexus ist vom phylogenetischen Gesichtspunkte wichtig; denn er stellt die erste historische Phase der Neurofibrillendifferenzierung dar. Man erinnere sich, dass, wie Apathy entdeckte und ich bestätigte, die Mehrzahl der Ganglienzellen von *Hirudo* nur diese perinukleäre Formation besitzt. Mit dem Aufsteigen in der Tierreihe gesellt sich zu dem perinukleären Plexus der kortikale, der bei den Säugetieren und besonders in den grossen Gehirnpyramiden enorm entwickelt ist. Endlich ergibt sich aus meinen embryologischen Untersuchungen<sup>131)</sup>, dass bei den

sensiblen und vielen anderen Zellen die Entwicklung der Neurofibrillen mit dem perinukleären Netz beginnt.

Fig. 30.



Pyramidenzellen der zweiten Schicht des Gehirns der ausgewachsenen Katze.

A, mittelgrosse Pyramide; B, G, kleine Pyramiden, deren Neurofibrillen nur im Schaft gut ausgeprägt erscheinen; a, überzähliger Nucleolus; b, undifferenzierte Protoplasmapartie; c, zentrales oder perinucleäres Bündel von Neurofibrillen, die für den Axenzylinder bestimmt sind; f, Dendriten-Endzweige in der ersten oder plexiformen Schicht; d, Protoplasmaschaft einer Pyramide; h, ein querschnittener Schaft.

**Pyramidenzellen des Menschen und der gyrencephalen Säugtiere.** Nach dem Auseinandergesetzten ist über die Neurofibrillen des menschlichen Gehirns, deren Verhalten im wesentlichen mit dem bei den Nagern übereinstimmt, wenig zu sagen.

Untersucht man mit Silbernitrat gut gefärbte grosse oder mittelgrosse menschliche Pyramidenzellen, so erweckt die Aufmerksamkeit der ungewöhnliche Reichtum an Neurofibrillen bei dem Hauptplexus sowie die ausserordentliche Zartheit derselben (Fig. 31). Fügen wir hinzu den verwickelten, labyrinthischen Verlauf dieser Fasern und die extreme Länge ihres Weges innerhalb des Zellkörpers, so begreift man, dass ihre Analyse beim Menschen viel mühsamer ist als bei den genannten Tieren.

Um bei der Untersuchung der menschlichen Gehirnzellen ordnungsmässig zu verfahren, will ich sie nach Schichten, von der Oberfläche nach der weissen Substanz hin, aufzählen.

a) Plexiforme Schicht. Bis jetzt ist es nicht gelungen, die Neurofibrillen der Horizontalzellen und der Zellen mit kurzem Axenzylinder dieser Schicht zu färben. In ihr zeigen meine Präparate nur eine grosse Zahl von horizontalen, dicken und dünnen Axenzylindern (Tangentialfasern), sowie eine beträchtliche Menge von mehr oder weniger blassen dendritischen Fäden, die dem Büschel der darunterliegenden Pyramiden entsprechen.

b) Schicht der kleinen Pyramiden. Beim Menschen färben sie sich sehr schwer; häufig erscheinen sie gelbbraun gefärbt, jedoch ohne Differenzierung der Neurofibrillen. In einigen Schnitten aus dem Kaninchen- und besonders dem Katzenhirn habe ich sie in genügender Weise färben können.

Wie ich in Fig. 30 zeige, erscheinen die Neurofibrillen fast ausschliesslich im Radiärschaft und den Hauptästen des Endbüschels, in welchem sie sich zerstreuen. Gewöhnlich zeigt das Protoplasma unterhalb des Kerns keine deutlichen Neurofibrillen, nur in einigen Fällen konnte ich eine lockere, blasse Netzbildung wahrnehmen, von der einige Fäden sich im Axenzylinder und den Basilardendriten konzentrieren. Je grösser die Pyramiden sind, desto besser färben sich die Neurofibrillen. So zeigt sich bei den Übergangszellen, welche zwischen der

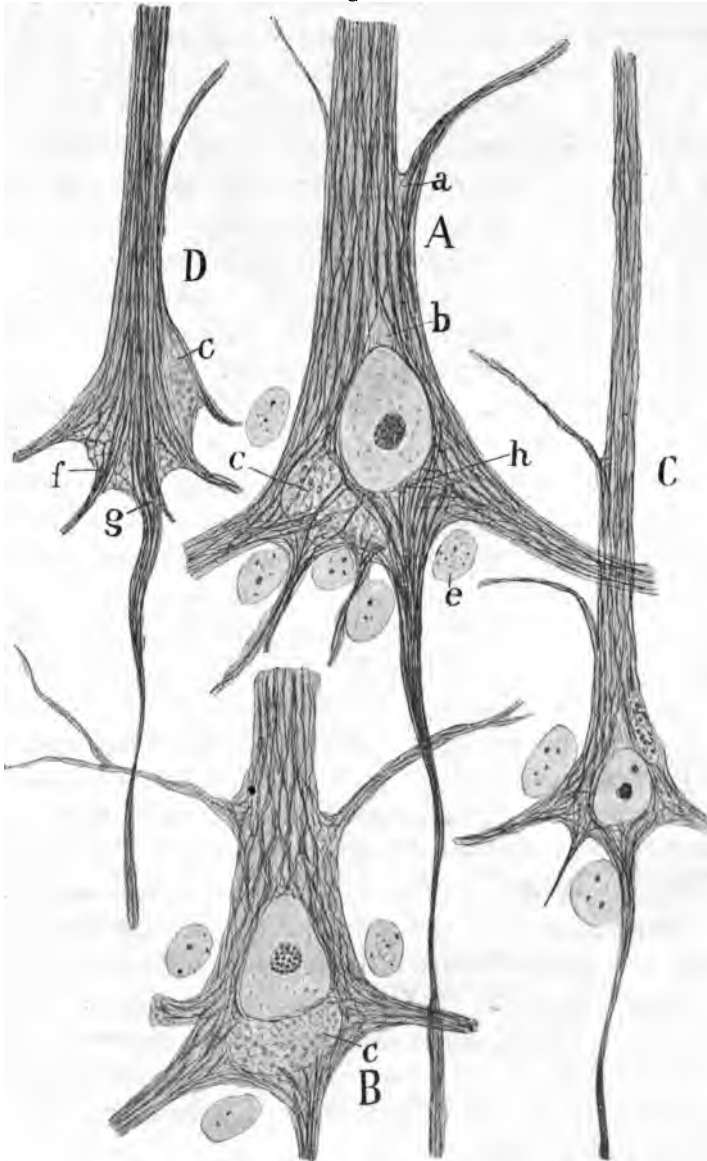
zweiten und der dritten Schicht liegen, oder bei den beträchtlich grossen, ausnahmsweise in jener liegenden Pyramiden (Fig. 30, A) das Neurofibrillennetz sehr deutlich im ganzen Körper, ähnlich dem Gerüst der Zellen der dritten Schicht. Die Basilarregion ist bereits reich an Fasern; man bemerkt mehr oder weniger deutlich die beiden Plexus, den kortikalen und den perinukleären, sowie ein Bündelchen, welches von diesem zum Axenzylinder zieht.

**Schichten der mittelgrossen und grossen Pyramiden.** Diese Schichten bergen grosse Zellen mit sehr verwickeltem und schwer analysierbarem Netz, wovon man sich leicht überzeugt, wenn man den Blick auf Fig. 31 wirft, die ein Stück aus der Schicht der grossen Pyramiden der menschlichen motorischen Rinde darstellt.

Man beachte die grosse Menge von Neurofibrillen, welche der dicke Radiärschaft mit sich führt, von dem sie zum Zellkörper hinabsteigen. Sie teilen sich dabei in zahlreiche dichte Bündel, zwischen denen helle Zwischenräume erscheinen; in letzteren liegen die Nisslschen Spindeln. Alle diese Bündel laufen in dem supranukleären Teil des Protoplasmas fast parallel; in der Basilarregion des letzteren teilen sie sich in Züge, unter denen folgende als konstant zu bezeichnen sind: a) verschiedene oberflächliche; sie wenden sich, mehr oder weniger oberflächlich verlaufend, vom Radiärschaft zu den Basilardendriten; b) dendritisch-axiale Züge; sie beschreiben Bögen mit seitlicher und unterer Konkavität und verlaufen von den Basilardendriten zum Axenzylinder; c) zentraler oder axialer Zug; er umwickelt den Kern, vermischt sich so mit dem perinukleären Geflecht und begibt sich in den Ursprungskegel des Axenzylinders; er führt hauptsächlich Neurofibrillen, die aus dem Radiärschaft stammen. Bei diesen Zellen wie bei denen des Kaninchens empfängt der Axenzylinder auch zwei Fibrillenzüge. Jedoch ist beim Menschen der aus den Basilardendriten fast ebenso gross wie der aus dem Radiärschaft hervorgehende, der bei den Nagern beträchtlich überwiegt. Der perinukleäre Plexus existiert ebenfalls; aber der grosse Reichtum und die Dichte des kortikalen Plexus und das Fehlen einer scharfen Grenze zwischen beiden verhindert bei den meisten Zellen, sie deutlich zu differenzieren.

Die eben beschriebenen Neurofibrillenzüge erfahren Abweichungen

Fig. 31.



Riesenpyramiden aus der motorischen Rinde des erwachsenen Menschen.

*a, b*, Stellen, wo Nissle'sche Spindeln liegen; *c*, Konglomerate von Pigmentkugeln; *e*, Neurogliakerne; *h, g*, Neurofibrillenbündel für den Axenzylinder. Die Zelle *D* ist gezeichnet unter Einstellung der Zelloberfläche, während bei den Zellen *A, B* und *C* die Einstellung fast äquatorial ist.



und Komplikationen nach der Zahl der Dendriten, der Lage des Kerns, der Austrittsstelle des Axenzylinders und vor allem nach der Lage des Pigmenthaufens. So zeigte sich in der Zelle *B* Fig. 31 der für den Axenzylinder bestimmte zentrale Zug sehr zur Seite gerückt wegen des Dazwischentretens eines grossen Haufens schwärzlicher Pigmentkörner unterhalb des Kerns. Bei anderen Pyramiden (Fig. 31, *A*) wird die etwas seitlich gelegene Pigmentmasse durch verschiedene Bündelchen gekreuzt, welche vom Plexus perinuclearis zu den Basilardendriten ziehen. Bei anderen Zellen endlich, deren Kern sich etwas seitlich befand, nehmen die vom Schaft zum Axenzylinder und den Basilardendriten gerichteten Neurofibrillenzüge eine oberflächliche Lage ein.

**Schicht der Körner.** Die Mehrzahl der Körner und kleinen Zellen mit kurzem Axenzylinder, die über die verschiedenen Gehirnschichten verstreut sind, färben sich nicht mit reduziertem Silbernitrat. Hier und da aber und namentlich in der Sehrinde erscheinen genügend Körner, deren Neurofibrillennetz sich intensiv schwarz oder dunkelkaffeebraun färbt.

Wie man in Fig. 33 beobachtet, gehören die meisten dieser gefärbten Zellen zur Klasse kleiner Pyramiden (Zellen mit einem Axenzylinder, der mit bogenförmigen rückläufigen Kollateralen versehen ist), da sie einen dreieckigen Körper besitzen, aus dessen äusserem Scheitel ein sehr langer Radiärfortsatz entspringt. Andere Zellen mit deutlichem Netz repräsentieren wahrscheinlich Sternzellen mit kurzer Axe. In jedem Falle beruht die charakteristische Struktur dieser Pyramiden oder Sternzellen in der deutlich retikulierten Disposition der Neurofibrillen, die, relativ dick und spärlich, nur die Nachbarschaft des Kerns und eine axiale Linie des Protoplasmas einnehmen; manchmal bleibt ein ausgedehnter Hof des Zellkörpers frei von Fäden. Aus der erwähnten zentralen Neurofibrillenmasse entspringen feine Bündel, zuweilen isolierte Neurofibrillen, die in den Axenzylinder und die Dendriten eindringen; man kann sie auf weite Strecken verfolgen, und sie erleiden verschiedene Dichotomien.

Was die für den Schaft bestimmten Neurofibrillen anlangt, so pflegen sie ein zartes Bündel zu bilden, das sich bald in einen massiver Strang verwandelt, was vielleicht nur auf blossem Anschein beruht.

Die Ausdehnung des zentralen Neurofibrillennetzes ist sehr variabel; bei manchen Zellen umschliesst es den ganzen Kern und setzt sich unterhalb desselben noch etwas fort (Fig. 33 *A, D*); bei anderen, gewöhnlich kleinen, ist diese Neurofibrillenmasse sehr wenig ausgebreitet und bildet einen dreieckigen Fleck, der ein unbedeutendes Feld des Kerns umgibt und daher ein grosses Gebiet des Spongioplasmas ohne Fädenwerk lässt (Fig. 33 *B, E, F*). Diese interessanten Verhältnisse erinnern an das, was Tello bei den kleinen Neuronen des Rückenmarks und des verlängerten Marks der Reptilien gefunden, sowie daran, was vor einiger Zeit Apathy bei den sensiblen Zellen von *Hirudo* beschrieben; sie scheinen zu beweisen, dass, wie ich früher sagte, das Protoplasma ausser dem Neurofibrillennetz ein Skelett oder Spongioplasma besitzt, das mit den Neurofibrillenfärbemethoden nicht färbbar ist. \*)

**Schicht der spindelförmigen und dreieckigen Zellen.** In Fig. 34 stelle ich einige Zellen dar, welche der tiefsten Schicht der aufsteigenden Stirnwandung des Menschen entnommen sind. Man beachte, dass das Neurofibrillennetz, weniger reich und kompliziert als bei den mittelgrossen und grossen Pyramiden, besser die netzartige Anordnung zu beobachten gestattet, besonders wenn man die basilaren Gegenden der Zellen oder die perinukleäre Gegend der kleineren Zellen einstellt. Ausserdem existieren auch in diesen Zellen die Systeme von

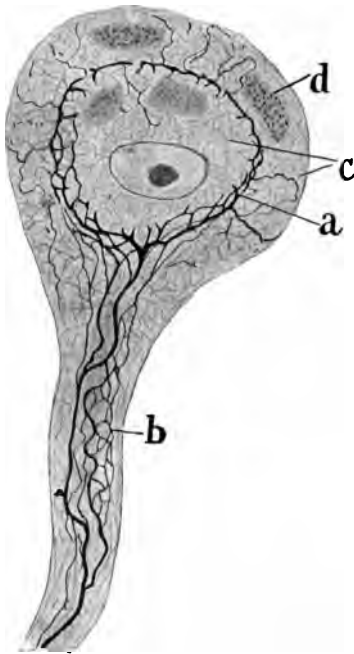
---

\*) Es ist eine eigentümliche Erscheinung, die von Apathy entdeckt und kürzlich von mir mittelst einer besonderen Methode der Goldchlorürfärbung bestätigt wurde, dass nämlich die Neurone von *Lumbricus* anstatt, wie die von *Hirudo*, abgefachte, isolierte und auf gewisse Partien des Protoplasmas begrenzte Netze zu zeigen, ein kontinuierliches, gleichförmiges Neurofibrillen-Retikulum besitzen, welches polygonale Maschen hat und in die Fäden des Axenzylinders und der Dendriten sich fortsetzt. Es scheint mir, dass ein so beträchtlicher Gegensatz hinsichtlich der Disposition der Neurofibrillen bei zwei auf der zoologischen Stufenleiter einander so eng benachbarten wirbellosen Tieren mehr scheinbar als wirklich vorhanden ist. Meines Erachtens existiert bei *Hirudo* ebenso wie bei *Lumbricus* und bei den Wirbeltieren ein kontinuierliches Neurofibrillennetz; aber die argentophile Substanz (die auch das Goldchlorür anzieht) ist ausschliesslich an gewissen Stellen des Protoplasmaerüsts konzentriert. Der grösste Teil des Retikulums wäre also gebildet durch sehr blasse und noch weniger als bei den Säugetieren färbbare Sekundärfäden. Ausnahmsweise beginnt manchmal (Fig. 32) bereits dieses blasse Netz zu Tage zu treten, indem es sich in die dicken, schwarzen oder primären Neurofibrillenstränge fortgesetzt zeigt.

Bündeln, die bei den grossen Pyramiden beschrieben wurden, wenn sie auch weniger dick und dicht erscheinen.

Bei den dreieckigen Zellen entspringt der Axenzylinder (Fig. 34 a) aus einer absteigenden Dendrite; das für den Nervenfortsatz bestimmte

Fig. 32.



Mittelgrosse Zelle eines Ganglions von *Hirudo medicinalis*.

Ausser den schwarzgefärbten Neurofibrillen beginnt eine blasser Netzbildung überall im Protoplasma sich zu zeigen. — a, Neurofibrillen; b Netz des Nervenfortsatzes; c, blasses Spongioplasmanetz; d, Holmgrensche Kanäle.

Hauptkontingent der Neurofibrillen geht (wie bei den Pyramiden) aus dem Zug hervor, der durch den Radiärschaft herabsteigt und oft beim Kern vorbeizieht. Einen perinukleären Plexus beobachtet man deutlich in einigen Zellen (Fig. 34 A, C); man bemerkt, dass an ihm Bündel beteiligt sind, die aus dem Axenzylinder und den seitlichen Dendriten stammen. Man sieht ferner, dass der starke absteigende Protoplasmafortsatz aus dem Radiärschaft ein grösseres Neurofibrillenkontingent erhält als der Axenzylinder.

Vergleich der Nisslpräparate mit den Neurofibrillenpräparaten. — Wenn man die Zellen, welche die Nisslschen Schollen gut gefärbt zeigen, mit solchen vergleicht, die ausschliesslich das Neurofibrillennetz erkennen lassen, so bemerkt man, dass sie genau wie eine negative Photographie zu einer positiven aufeinander passen. Jene zwischen den Nisslschen Spindeln liegenden Züge oder Leitungsbahnen, helle Züge, welche Lugaro<sup>182)</sup> und ich<sup>98)</sup>

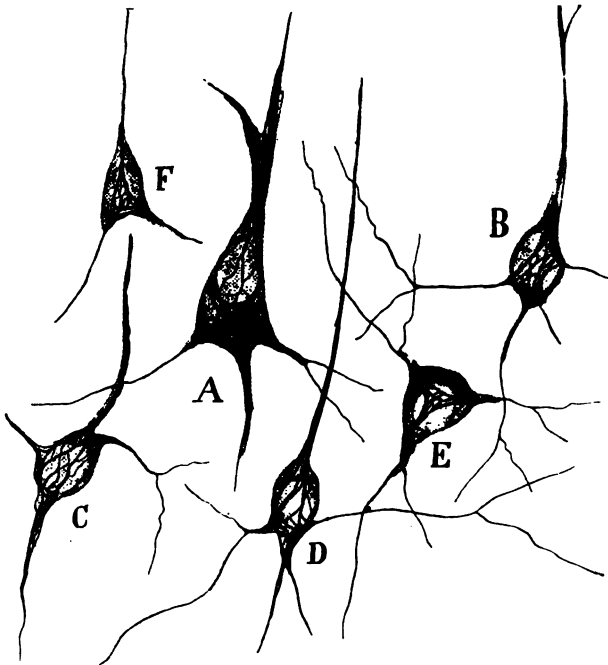
vor der Entdeckung der Neurofibrillen für die Durchgangslinien des Nervenstroms angesehen haben, enthüllen in Silbernitratpräparaten Fibrillenbündel, während die genannten basiphilen Schollen bald mit leeren Räumen, bald mit locker retikulierten Stellen des Gerüsts zusammenfallen, Stellen, die fast ausschliesslich von Sekundärfäden gebildet werden.

Betrachten wir z. B. die Gegend der supranukleären Haube; die Neurofibrillenpräparate zeigen hier entweder ein Loch oder ein blasses, zartes Netzwerk. Ein gleiches, lockeres Gerüst von Sekundärtrabekeln zeigen uns die Bezirke, wo die dreieckigen Bifurkationsschollen liegen (Fig. 31, a). Im Niveau des Ursprungskegels des Axenzylinders, einer schollenfreien Gegend, verdichten sich die Neurofibrillen und bilden ein massives Bündel;

etwas Analoges geschieht im Radiärschaft, der in gewisser Entfernung von der Zelle von dicken Spindeln frei ist. Endlich der mit Pigmentbesprenkelte Teil des Protoplasmas zeigt entweder keine Neurofibrillen oder hat, wie Marinesco<sup>138)</sup> entdeckte, ein schlaffes und blasses Netz von Sekundärfäden. Heute, da wir das Verhalten der Neurofibrillen der Pyramidenzellen genau kennen, ist es von Interesse, die Figur ins Gedächtnis

zurückzurufen und zu reproduzieren, die ich 1897<sup>133)</sup>, vor den Arbeiten von Apathy und Bethe, publiziert habe, um die wahrscheinliche Lage, der leitenden Substanz des Protoplasmas und den Verlauf der Bahnen von den Dendriten zum Axenzylinder zu zeigen. Erscheint es nicht wirklich so, als ob dieses Schema von unsern heutigen Präparaten kopiert wäre? Und doch schien es mir damals wie heute unzweifelhaft, dass

Fig. 33.

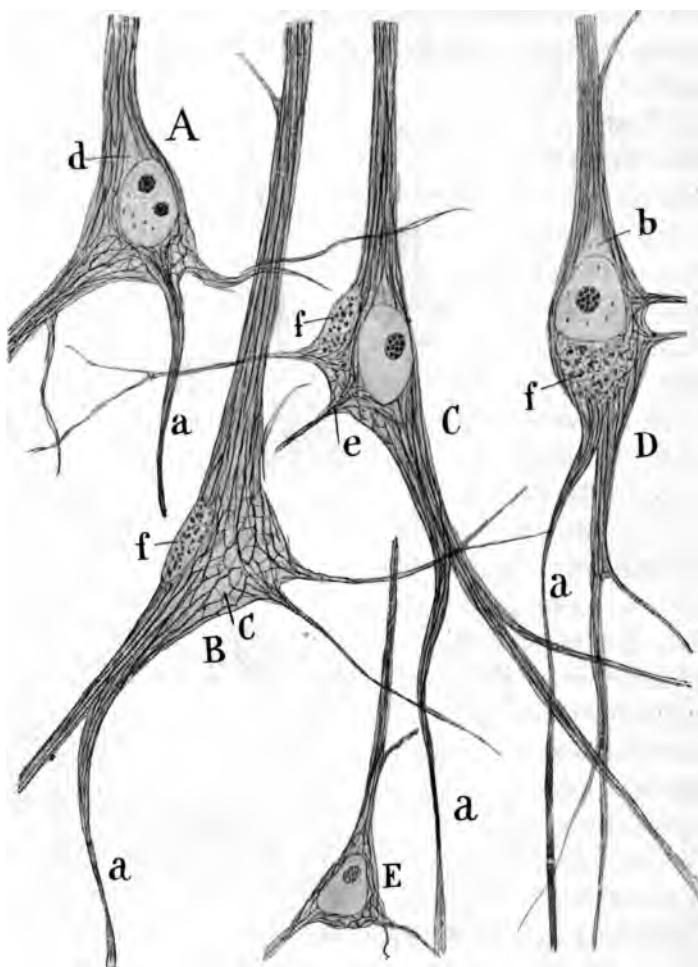


Kleine Pyramiden oder Körner aus der Sehrinde des erwachsenen Menschen.

A, D, C, perinucleäres Neurofibrillennetz; E, F, B, Netze, die auf eine Stelle des Kerns beschränkt sind.

diese genaue Individualisierung der Wege quer durch das Neuron sich mit der Lehre von der funktionellen Solidarität aller Bezirke des Protoplasmas der Zelle vereinbaren liesse.

Fig. 34.



Zellen aus der Schicht der Spindelzellen der motorischen Rinde des Menschen.

A, E, kleine und mittelgrosse Pyramiden; D, Spindelzelle; B, C, dreieckige Zellen; a, Axenzylinder; b, d, Stelle des supranucleären Klümpchens; f, Pigment.

**Zellen mit kurzem Axenzylinder.** Im allgemeinen zeigen die Zellen mit kurzem Axenzylinder im Gehirn des Menschen und der Säuge-

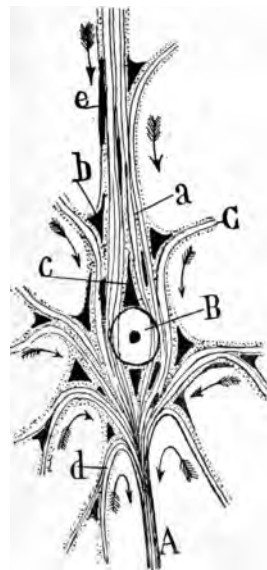
tiere keine deutlichen Neurofibrillen. Gleichwohl beginnt in einzelnen grossen, der Rinde der Katze entnommenen Neuronen dieser Art das wenn auch nur blasse Gerüst aufzutreten und, ebenso wie die Dendriten, im allgemeinen mehr als der Körper das Silberpräzipitat an sich zu ziehen. Jedenfalls und trotz der grossen Schwierigkeit, die genannten Zellen zu färben, zweifle ich nicht, dass sie ein retikuliertes Neurofibrillengerüst besitzen, da andere Neuronen derselben Kategorie, wie die Horizontalzellen der Retina und die Sternzellen (Korbzellen) der plexiformen Schicht des Kleinhirns, mit einem sehr deutlichen Netz versehen sind.

Zum besseren Verständnis meiner Auffassung von der Anordnung der Neurofibrillen der Gehirnpyramiden gebe ich in Fig. 36 ein Schema. Man wird bald die beträchtlichen Unterschiede bemerken, die diese Auffassung von derjenigen Bethes, Donaggios und Biel-schowskys trennen.

**Physiologische Bedeutung der Neurofibrillen.** Nach der Ansicht Apathys und Bethes stellen die Neurofibrillen ausschliesslich den Leitungsapparat der Nervenzellen und Axenzylinder dar; die übrigen Bestandteile des Zellkörpers, wie die Membran, die Nisslschen Spindeln, das Spongionplasma und die flüssige Substanz, sollen anderen Zwecken dienen. Diese Gelehrten behaupten ferner, dass die Neurofibrillen niemals frei enden, sondern sowohl innerhalb der Punktsubstanz (bei den wirbellosen Tieren) wie im Niveau der peripheren Endigungen (der muskulären, sensiblen und sensorischen) diffuse Netze bilden, vermöge deren der Nervenstrom von Nervenzelle zu Nervenzelle ziehen könnte.\*) Es hindert sie daran nicht die Er-

\*) Diese Hypothese von den peripheren Netzen widerspricht andererseits dem Postulat Bethes und Apathys betreffs der Leitungsunfähigkeit der interfilären Sub-

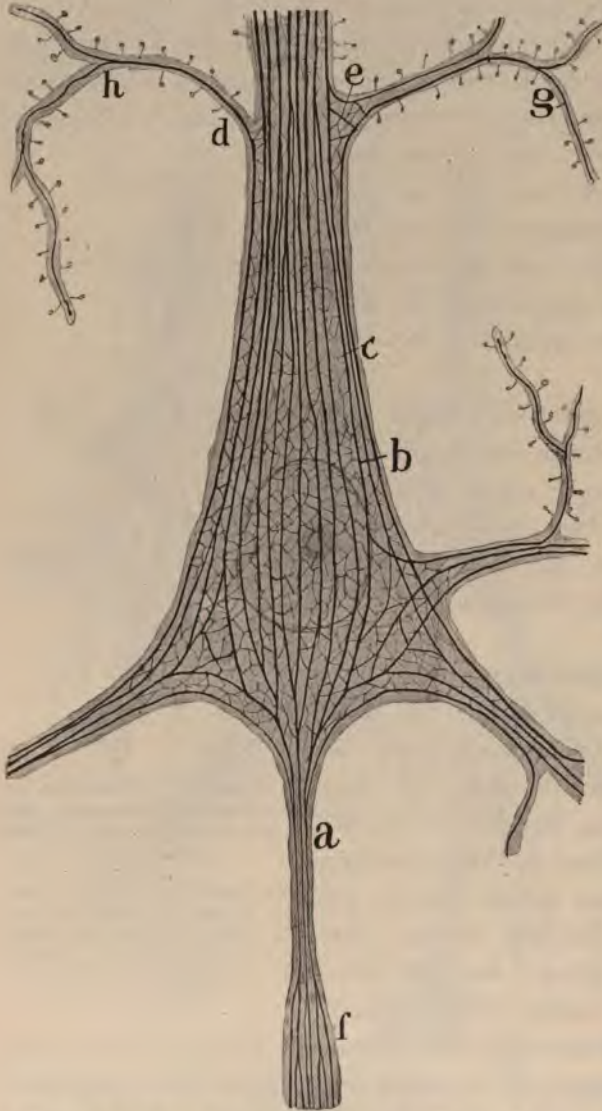
Fig. 35.



Schema zur Demonstration der intraprotoplasmatischen Bahnen der Nervenströme in einer Gehirnpyramide.

a, leitende Substanz; b, chromatisches Klümpchen; A, Axenzylinder. (Diese Figur wurde vor der Entdeckung der Neurofibrillen veröffentlicht.)

Fig. 36.



Schematische Darstellung des Neurofibrillenapparates einer Gehirnpyramide.

a, Anfangsteil des Axenzylinders; b, Primärfaden; c, Netz, von blassen oder Sekundärfäden gebildet; d, h, Dendriten mit einer einzigen Fibrille.

wägung, dass bei dieser Annahme die zentrale Lokalisation der sensiblen und sensorischen Eindrücke ebenso wie die peripheren auf spezifische Gruppen von Muskelzellen beschränkten Reaktionen unverständlich sind, und um dieser Schwierigkeit zu entgehen, nehmen sie willkürlich an, dass die erwähnten Anastomosen ausschließlich Zellgruppen und -kolonien von solidarischer Funktion verknüpfen, eine Hypothese, die seinerzeit Dogiel aufgestellt hat.

stanz. Wenn es weder in den Muskeln noch in den sensiblen Oberflächen freie Neurofibrillenenden gibt, — wie ist der Eintritt oder Austritt der Ströme in den peripheren Organen zu erklären ohne die Annahme des Verlaufs der Welle quer durch das Neuroplasma und die Membran?

Schon in verschiedenen Arbeiten habe ich auf Grund positiver Beobachtungstatsachen alle diese gewagten Vermutungen widerlegt, die kein Neurolog von Bedeutung hat bestätigen können.

Ich erinnere in dieser Beziehung, dass weder Lugaro noch Donaggio, Simarro, van Gehuchten, Lenhossek, Michotte, Retzius, Nageotte und Tello, Autoren, die den Gegenstand mit verschiedenen Methoden studierten, das Glück gehabt haben, die bekannten von Bethe bei den Säugetieren beschriebenen interstitiellen und perizellulären Netze oder das von Apathy bei den wirbellosen Tieren angenommene Reticulum der Punktsubstanz (Elementargitter) zu finden.

Nachdem ich in früheren Arbeiten wie an verschiedenen Stellen der vorliegenden die Unmöglichkeit und die Subjektivität dieser Lehre dargetan habe, beschränke ich mich hier darauf, nur das wichtige anatomische Argument zu widerlegen, welches kürzlich Bethe zu Gunsten der ausschliesslichen Leitungsfähigkeit der Neurofibrillen aufgestellt hat. Nach ihm fehlt im Niveau der Ranvierschen Einschnürungen vollständig das Neuroplasma und bleibt der Axenzylinder auf ein dichtes Bündel von Neurofibrillen beschränkt. Demzufolge könnte, bei der Annahme der ausschliesslichen Leitfähigkeit der interfilären Substanz, die Nervenfaser sich nicht längs der peripheren Axenzylinder fortpflanzen.

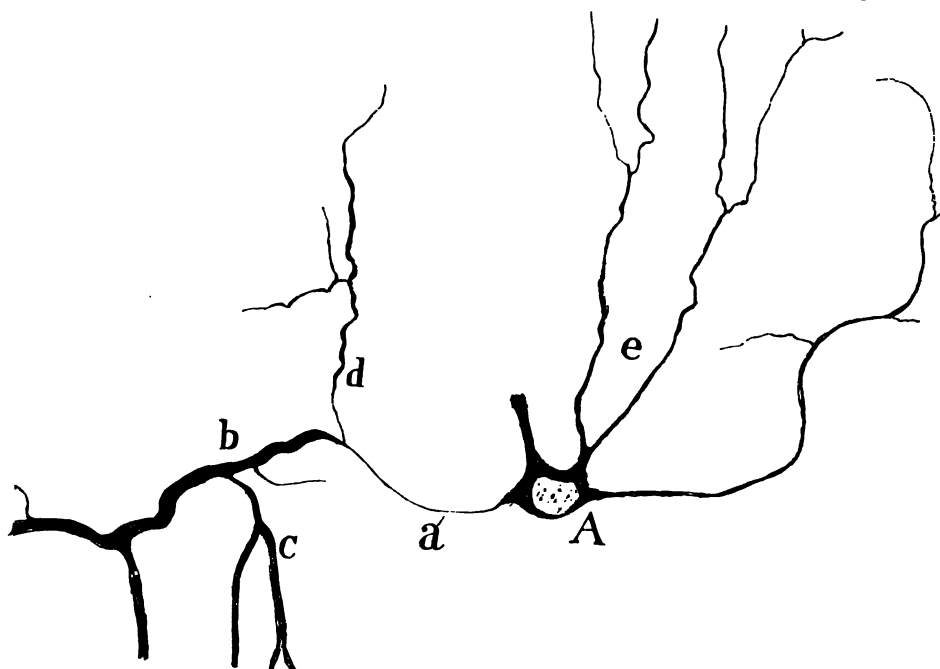
Ich will bald bemerken, dass, auch wenn man die von Bethe gemachte Angabe als richtig voraussetzt, aus ihr nicht mit Notwendigkeit die Leitfähigkeit des Neuroplasmas folgt; das höchste, was angenommen werden darf, ist, dass bei den Axenzylindern das Leitvermögen längs der Neurofibrillen stattfindet; aber das schliesst das Leitvermögen der interfilären und perineurofibrillären Substanz im Körper, den Dendriten und peripheren Nervenverzweigungen nicht aus. Jedoch ist die Behauptung Bethes nicht exakt. Wie verschiedene Autoren bemerkt haben und kürzlich Retzius<sup>116)</sup> beobachtete, fehlt im Niveau der Einschnürungen die interfiläre Substanz nicht. Wenn sie an dieser Stelle fehlte, wie könnten die Neurofibrillen sich optisch voneinander unterscheiden? Höchstens könnte man Bethe zugestehen, dass an dieser Stelle die genannte nicht färbbare Substanz vermindert ist.

Wenn nun in den Einschnürungen sich die interfiläre Substanz vermindert, so werden hier auch die Neurofibrillen zarter werden und



wahrscheinlich der Zahl nach abnehmen. Sehr deutlich ist diese Abnahme an dem Ursprungskegel des Axenzylinders vieler Neurone und besonders an dem der Sternzellen des Kleinhirns, wo man nach einer extremen Verschmälerung der mit Silber färbbaren Substanz eine beträchtliche Zunahme der Dicke und Zahl der Neurofibrillen des Axenzylinders beobachtet (Fig. 37). Es erscheint sicher, dass die erwähnte

Fig. 37.



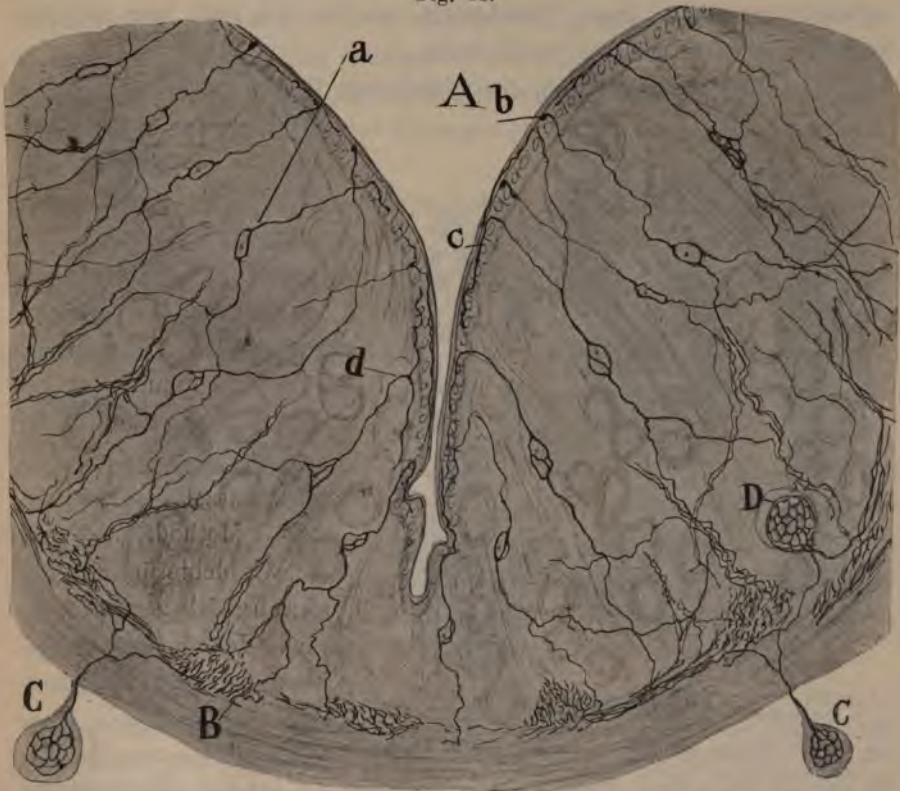
Kleine Sternzelle der Molekularschicht des ausgewachsenen Hundes.

*a*, sehr zarter Anfangsteil, *b*, verdickter Teil des Axenzylinders; *d*, *c*, Nervenkolateralen; *e*, Dendriten.

Neurofibrillenverminderung nicht von einer erheblichen Abnahme der nicht färbbaren oder neuroplasmatischen Substanz begleitet ist. Wenn wir also, der Logik Bethes folgend, aus der Tatsache der Verminderung der interfilären Flüssigkeit auf die Leitunfähigkeit derselben schliessen, so müssen wir mit demselben Recht die Leitunfähigkeit der Neurofibrillen aus der nicht weniger sichern Tatsache der Verschmälerung und Reduktion der letzteren deduzieren.

Lassen wir jedoch die Frage des Verhaltens der Neurofibrillen im Niveau der Einschnürungen beiseite, so existieren zahlreiche Fälle, welche uns zwingen, das Leitvermögen der interfilären Substanz anzunehmen. Es wird genügen, in dieser Beziehung an alle die unzähligen

Fig. 38.

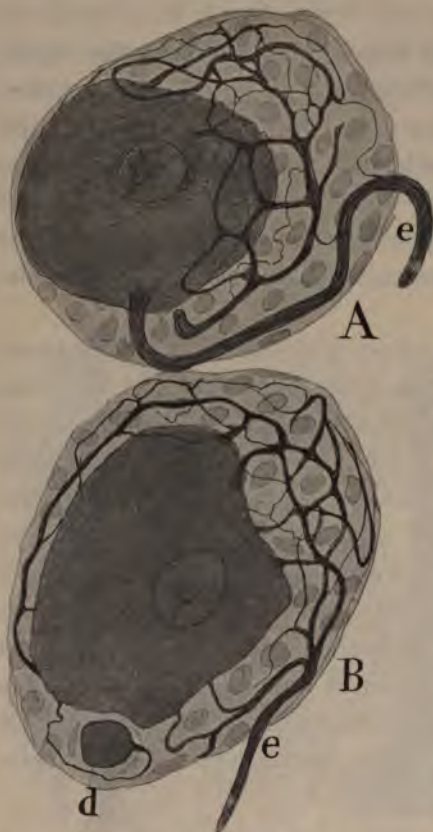


Stück eines Querschnitts des Oesophagus von *Hirudo medicinalis*.

*a*, sensitive, bipolare Zelle; *d*, Neurofibrille, unter dem Epithel verzweigt; *b*, Endknopf; *C*, *D*, monopolare sympathische Zellen; *B*, Plexus von Nervenfasern, in welchen Neurofibrillen der sensitiven Zellen treten.

Einrichtungen der interzellulären Kontaktverbindung (perizelluläre Nester der Nervenzentren, motorische Plaques, sensible Verzweigungen usw.) zu erinnern, bei welchen notgedrungen die Nervenwelle, um von einer Zelle zur anderen zu gelangen, das Neuroplasma zu durchkreuzen hat, welches die Nervenverzweigung und die Zellmembran umgiebt, worüber,

Fig. 40.



Eigentümliche Abspaltung der Neurofibrillenbündel aus der Rindenschicht der sensitiven Zellen des Schafs.

Bei A ist der Axenzylinder fast unabhängig von diesem System aus dem Protoplasma losgelöster Schlingen. Bei B laufen diese Schlingen im Axenzylinder e zusammen (Rückenmarksganglion).

Bei meinen um 20 Jahre zurückreichenden neurologischen Untersuchungen, in denen ich sehr viele Tausende von mit verschiedenen Methoden hergestellten Präparaten studierte, habe ich nur im Nervensystem der Wirbeltiere eine positive Tatsache der Anastomose gesehen; aber diese Anastomose ist intrazellulär, nicht interzellulär.\*) Ich verweise auf die gefensterten Zellen, die ich<sup>134)</sup> kürzlich in den sensiblen Rückenmarks- und Gehirnganglien der grossen, ausgewachsenen Säugetiere entdeckt habe. Wie aus Fig. 40 ersichtlich, zeigt sich der Ursprungsbezirk des Axenzylinders häufig aufgelöst in eine Menge von zu retikulierten Schlingen angeordneten Neurofibrillensträngen, die von einem Punkte des Protoplasmas zum andern ziehen und deren ein Teil zum Hauptfortsatz konvergiert.

Einen gleichen Zustand intrazellulärer Netze (jedoch ohne Protoplasmaalöcher) besitzen die von mir<sup>127)</sup> in den verdickten Endästen der motorischen Plaques, von Dogiel<sup>128)</sup> in der Endscheibe der

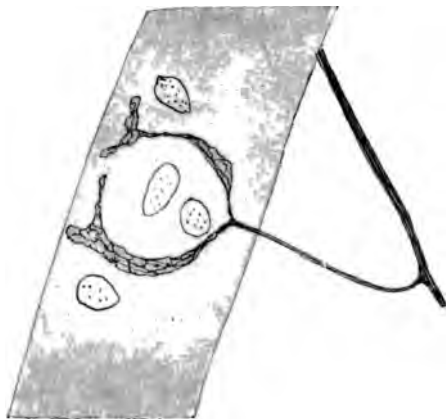
\*) Vor vielen Jahren habe ich ebenfalls interprotoplasmatische Anastomosen bei kleinen Sternzellen der Nervengeflechte der Tunica muscularis des Darms und im Drüsengewebe beschrieben. Jedoch seit in der Retina die Neurofibrillenmethoden die scheinbaren Anastomosen der Methylenblaupräparate nicht bestätigt haben, zweifle ich sehr an der Realität dieser in Schnitten nach der Ehrlichschen Methode nicht mehr vorgefundenen Verbindungen.

Grandry'schen Körperchen der Vögel und von Tello<sup>129</sup>) in den scheibenförmigen und olivenartigen Erweiterungen der sensiblen Endigungen der Haut und der Tasthaare gefundenen Netze. Wie Retzius gegenüber Dogiel, der ebenfalls zur Annahme einer Endigung mittelst Netze neigt, bemerkt hat, sind diese intraprotoplasmatisch und beweisen nichts weiter, als dass die Neurofibrillen in den verdickten Teilen der Neuronenden sich ebenso verhalten wie im Zellkörper. Denselben Charakter dürften, wenn sie sicher wären (was sie nicht sind), die von Held<sup>93</sup>) und Auerbach<sup>136</sup>) bei meinen Nervenendkörcben angenommenen Anastomosen haben. Andererseits dürfte, wie ich in einer anderen Arbeit<sup>91</sup>) auseinandergesetzt habe, die zufällige Verschmelzung zweier oder mehrerer Nervenäste einer Verzweigung eine bedeutungslose Erscheinung darstellen, welche in keiner Beziehung das Wesen der Neuronlehre schmälern oder die Grundlage unserer Vorstellungen von dem Lauf der Ströme in der Nervenzelle ändern könnte.

**Zusammenfassung:** Aus der Summe der positiven Beobachtungen über die Struktur der Neurone folgt, dass alle Bestandteile des Nervenprotoplasmas Leitvermögen besitzen, und dass kein Grund vorliegt zu der Annahme, dass die Nervenwelle innerhalb des Protoplasmas so viel selbständige Wege durchläuft, als Neurofibrillen existieren.

**Physiologische und pathologische Veränderungen der Neurofibrillen.** — Bei den Hypothesen von Apathy und Bethe wird die normale Beständigkeit und Unveränderlichkeit des Neurofibrillenapparats vorausgesetzt; in Wirklichkeit verhält sich dies aber nicht so. Wie meine<sup>136, 137</sup>) Beobachtungen und die von Tello<sup>92</sup>) erwiesen haben, variiert die Zahl, Form und Dicke der Neurofibrillen enorm in gewissen

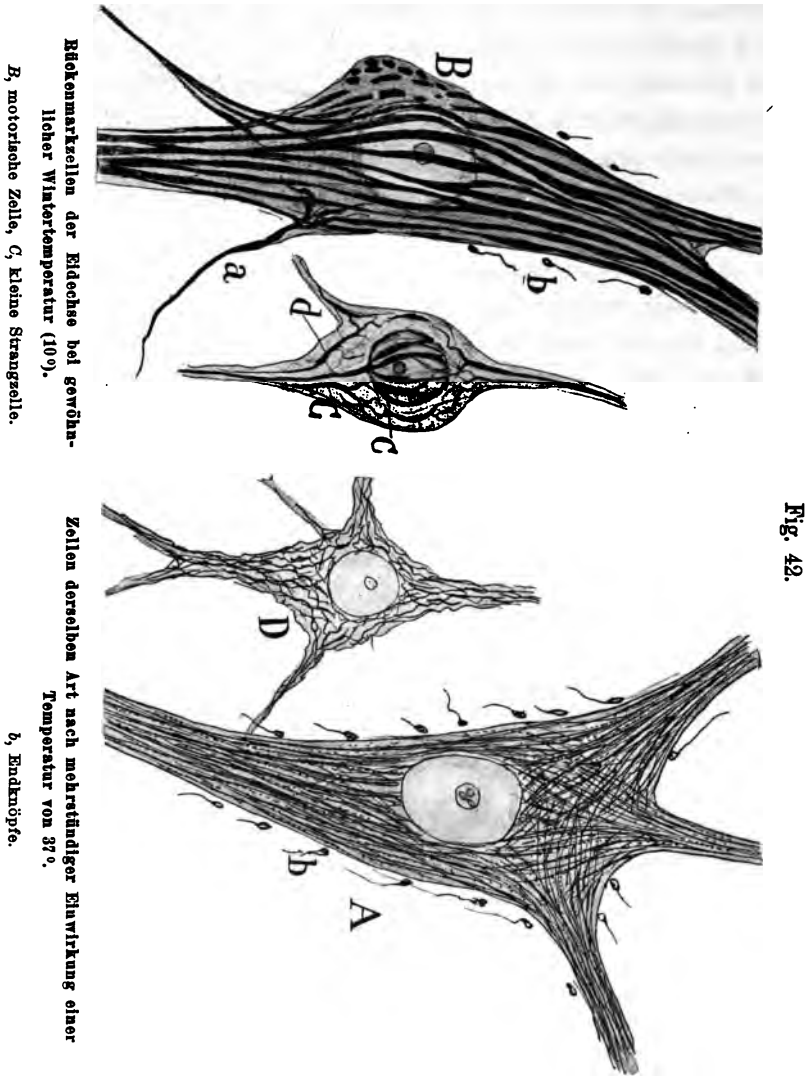
Fig. 41.



Motorische Platte eines einige Tage alten Vogels (Augapfelmuskel).

Die Neurofibrillen sind unterhalb der Endäste netzförmig angeordnet.

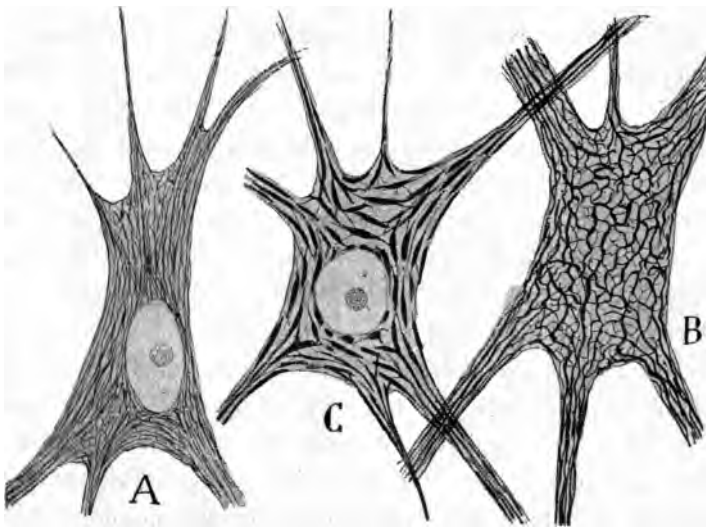
physiologischen und pathologischen Zuständen. Ich will kurz erörtern, worin diese Modifikationen bestehen, deren Studium für die Erklärung der intimsten Physiologie des Neurons unbestreitbar von Wichtigkeit ist.



a) Veränderungen im Winterzustand der Reptilien. Man vergleiche die Zellen A und D der Fig. 42 mit den Zellen B und C der-

selben. Der Unterschied ist sehr erheblich: im aktiven Zustand (Wirkung der Ofenwärme, der Frühlingstemperatur) sind die Neurofibrillen sehr dünn, selbständig und füllen fast das ganze Protoplasma, während sie im winterlichen Ruhezustand (Temperatur von  $10^{\circ}$  C.) zu kolossalen Strängen verschmolzen sind und zwischen diesen weite, helle, von Neurofibrillen freie Zwischenräume entstehen. An die Stelle der unzähligen und etwas granulierten Fäden der aktiven Phase sind einige, vorwiegend im Sinne der grösseren Neuronaxe gerichtete Stränge getreten, welche unter

Fig. 43.



Rückenmarkszellen des mehrtägigen Kaninchens.

A, Zellen von einem erwärmten Kaninchen; B, C, Zellen von einem abgekühlten Kaninchen.

spitzen Winkeln anastomosieren. Im Niveau des Axenzylinders und der Dendriten scheinen zwei oder mehr solcher Stränge (manchmal gibt es nur einen) zu einem homogenen Schaft zu verschmelzen. Ausserhalb des Zellkörpers scheinen Axenzylinder und Dendriten wenig verändert.

Bei den kleinen Zellen scheint das Phänomen der Hypertrophie nicht durch Verschmelzung von Primitivfäden zustande zu kommen, sondern durch Dislozierung und Verdickung der argentophilen Substanz, d. h. jener spezifischen Substanz, welche bei den Neurofibrillenmethoden die Farbe festhält, an gewissen Stellen der Neurofibrillen.

b) Neurofibrillenveränderungen, die bei den Säugetieren durch die Einwirkung von Wärme und Kälte entstehen. In Fig. 43, *A* stelle ich eine Zelle aus dem Rückenmark eines 15 Tage alten Kaninchens dar, das während drei Stunden einer Temperatur von  $30^{\circ}\text{C}$  ausgesetzt war. Man beachte die extreme Feinheit und Blässe und die beträchtliche Menge der Neurofibrillen, deren argentophile Substanz beträchtlich vermindert ist. Der Körper der Zelle selbst erscheint verschmälert und verlängert, wie wenn ein grosser Teil des Neuroplasmas geschwunden wäre.

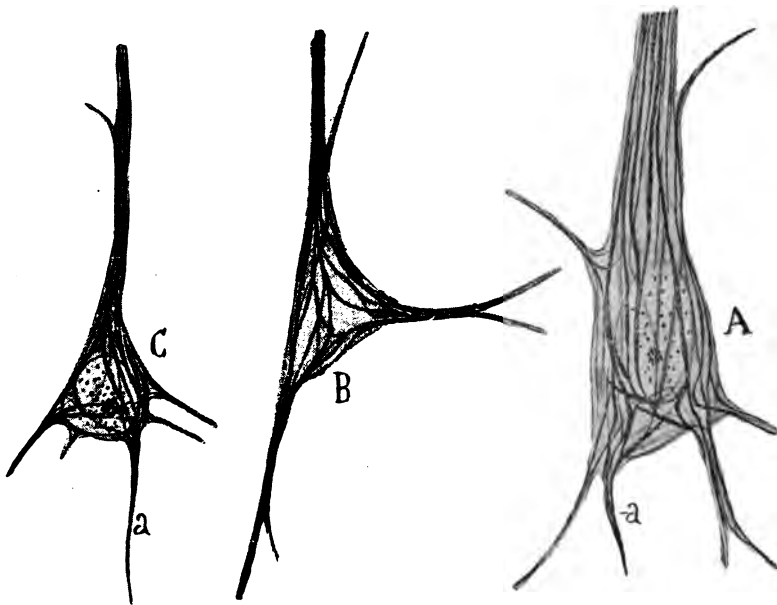
Man vergleiche nun die Zelle *A* mit der Zelle *B* und *C*, welche einem 15 Tage alten Kaninchen entstammen, das während drei Stunden einer Temperatur von  $9^{\circ}$  bis  $10^{\circ}$  unterworfen war. Die beträchtlich verdickten und an Zahl verminderten Neurofibrillen reproduzieren mit geringen Abweichungen den hypertrophischen Zustand des Reticulums der überwinterten Reptilien. Bei Zelle *B* scheint die Verdickung bedingt durch die Dislokation und Verdickung der argentophilen Substanz, die aus den Sekundärfäden verschwindet, um sich in den primären zu konzentrieren. Jedoch in der Zelle *C* greift die Störung tiefer und sind zahlreiche sekundäre und primäre Neurofibrillen verschwunden und weite, lichte, mit Neuroplasma gefüllte Räume aufgetreten. Die dislozierte argentophile Substanz hat sich in starke, rötlichschokoladenfarbige Spindeln verwandelt. Wahrscheinlich entstehen viele dieser dicken Stränge durch die Verschmelzung einiger Primärfäden unter gleichzeitiger Anhäufung und Verschiebung der argentophilen Substanz. \*)

c) Ausgewachsenes, durch Erfrieren gestorbenes Kaninchen. Die erwähnten Metamorphosen beobachtet man auch, obschon weniger scharf, bei ausgewachsenen Tieren. Ein Kaninchen, das während einer Nacht der Einwirkung eines Wasserstrahls von  $10^{\circ}$  unter einer Glasglocke ausgesetzt war, zeigte an seinen Rückenmarksneuronen

\*) Diese thermische Veränderung des Reticulums tritt so früh ein, dass man sie schon beim Embryo des Huhns am vierten Tage nach der Incubation konstatiert. Um sie zum Vorschein zu bringen, hat man nur eine oder zwei Stunden vor der Extraktion des Embryos das Ei abzukühlen. Jede Zelle des Rückenmarks und verlängerten Marks der neugeborenen Tiere oder der terminalen Föten reagiert auf die Kälte auf etwas besondere Art.

eine oberflächliche Strangbildung des Reticulums mit gleichzeitiger Entstehung grosser, lichter Zwischenräume. Die Mehrzahl der scheinbar intakten und selbständigen Neurofibrillen ist dicker als normal, infolge Überwiegens der argentophilen Substanz. Jedoch reicht die Veränderung nicht bis zur Bildung massiver Stränge, wie bei den wenige Tage alten Tieren, die abgekühlt waren; stets ist in diesen oberflächlichen Bändern oder Strängen eine längsgerichtete Streifung zu bemerken, aus

Fig. 44.



Band- und Lückenbildungen in den Zellen des Gehirns eines tollwütigen Kaninchens.

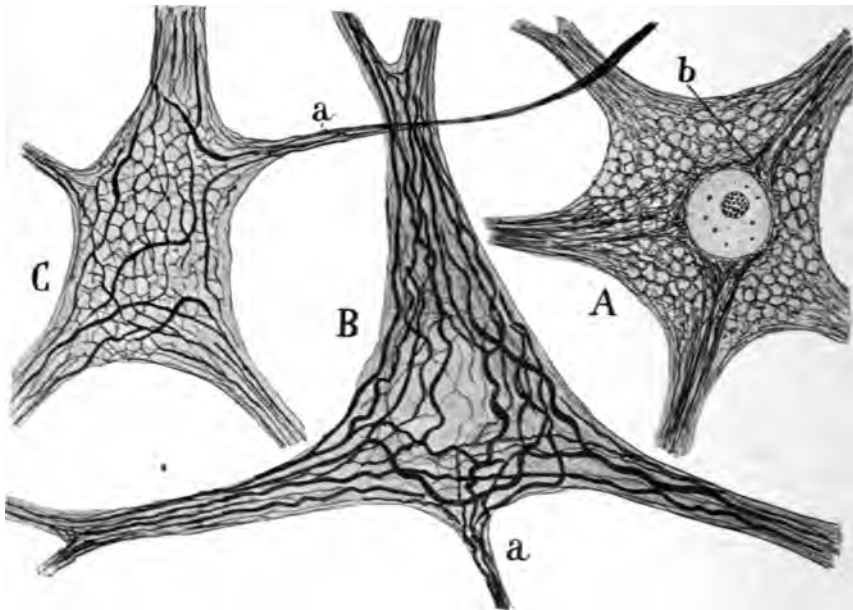
der zu entnehmen ist, dass ein jeder derselben durch Zusammentritt und innige Adhäsion von normalerweise getrennten Fasern entsteht.

d) Umgestaltung des Reticulums unter pathologischen Verhältnissen. Unter der Wirkung der Toxine des noch unbekanntes Keims der Tollwut erleidet das Reticulum der Nervenzellen des Gehirns, Kleinhirns, verlängerten Marks, Rückenmarks und der Ganglien eine Umformung, die mit der eben bei abgekühlten Tieren beschriebenen gänzlich vergleichbar ist. Hier kann der Prozess, der verschiedene



Phasen durchläuft, bis zur Bildung einiger kolossaler, geflechtartig angeordneter und absolut homogener Stränge führen. Wie ich in Fig. 45 C zeige, scheint bei den kleinen Zellen der Prozess mit einer Dislozierung der argentophilen Substanz zu beginnen, welche von den sekundären und einigen primären Fäden zu einer kleinen Zahl von allmählich verdickten Fäden führt. Bei den grossen Strangzellen exi-

Fig. 45.



**Rückenmarkszellen des tollwütigen Kaninchens.**

A, grosse, normale Strangzelle; B, Zelle derselben Art mit Riesensträngen; C, mittelgrosse Strangzelle mit beginnender Neurofibrillenhypertrophie.

stiert wahrscheinlich ebenfalls eine Verschmelzung von Neurofibrillen (Fig. 45, B). Zum Vergleich habe ich in der Fig. 45 eine grosse normale Strangzelle reproduziert.

Dieselben wesentlichen Veränderungen erscheinen an den Gehirnpyramiden des tollwütigen Kaninchens und Hundes, wie man bei Prüfung der Fig. 44 finden wird, wo ich eine Riesenzelle (A) und zwei Zellen der Schicht der polymorphen Zellen zeichnete. Diese eigentüm-

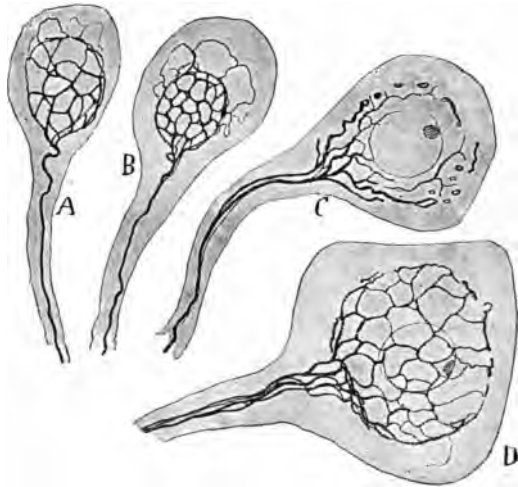
lichen, sehr leicht zu untersuchenden Veränderungen sind von Marinnesco<sup>140)</sup> und Franca<sup>141)</sup> bestätigt worden.

e) Physiologische Veränderungen an den Neurofibrillen von *Hirudo medicinalis*. In Fig. 46 zeige ich mehrere Zellen aus den Ganglien des Blutegels in normalem Zustande (Temperatur von 10°); man bemerkt, dass die Neurofibrillen mässig verdickt erscheinen, sowohl in den kleinen wie in den grossen Ganglienzelltypen. Das Silbernitrat pflegt sie schwarz oder kaffeebraun zu färben.

Wir setzen nun die Blutegel während 24 Stunden einer Temperatur von 30° bis 35° aus. Die Neurofibrillennetze der überlebenden Tiere (Fig. 47) sind sehr zart und so blass, dass ihre Beobachtung ein gutes apochromatisches Objektiv und sorgfältige Aufmerksamkeit erfordert. Die Fibrillen sind dünner geworden, nicht nur in den grossen Zellen, sondern auch in den kleinen, deren perinukleäres Netz in normalem Zustande erheblich dick erscheint. Die Überernährung scheint dieselbe Wirkung zu haben wie die Wärme, sie erzeugt die Hyperaktivität der Zellen und vermindert das Kaliber der Neurofibrillen.

Ich füge noch hinzu, dass schon im normalen Zustand die Neurofibrillen des Blutegels ein sehr verschiedenes Aussehen haben, was, weil ohne bestimmte Regel und inkonstant bei jedem Nervenzelltypus auftretend, auf verschiedene physiologische Zustände zurückzuführen ist. Die bemerkenswerteren Phasen sind: Phase des grossen oder hypertrophischen Reticulums; Phase des sehr dünnen und blassen Reticulums; gemischte Phase, d. h. mit einem hypertrophischen und einem normalen

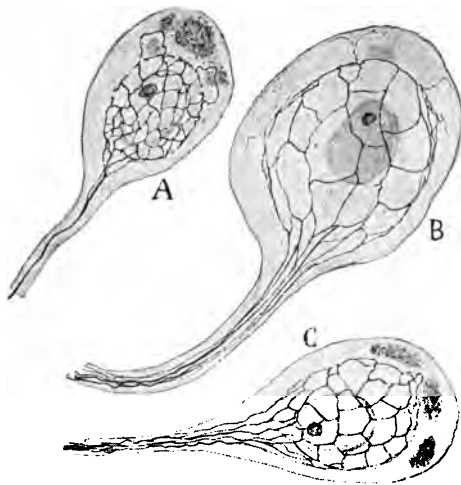
Fig. 46.



Zellen vom Blutegel bei gewöhnlicher Temperatur.

Teil des Reticulums (letzterer ist fast immer der obere); endlich Phase der partiellen Destruktion der Neurofibrillen. Diese letzte Phase ist stark vertreten bei den Blutegeln, welche hinreichend lange ohne Nahrung geblieben sind, und besteht in dem Zerfall des supranukleären Teils des Reticulums, dessen Reste in Form von kaffeebraunen Stäbchen oder Kugeln in der entsprechenden Gegend des Protoplasmas zerstreut sind. Unterhalb des Kerns bestehen die Neurofibrillen, gewöhnlich verdickt und retrahiert, fort und zeigen an den Bruchenden bald birnenförmige Verdickungen, bald enge Schlingen (Fig. 46).

Fig. 47.



Zellen des erwärmten Blutegels.

(In der Figur sind die Neurofibrillen nicht so dünn wie im Präparat.)

Es ist nicht leicht, alle diese Transformationen des Reticulums physiologisch zu deuten. Dazu sind noch weitere Beobachtungen und Experimente nötig. Nach der Analogie dessen jedoch zu urteilen, was bei den auf natürlichem oder künstlichem Wege abgekühlten Reptilien und Säugetieren statthat, halte ich es für wahrscheinlich, dass die feinen, vollständigen und blassen Netzformen ermüdeten Neuronen oder solchen entsprechen, welche eben mit einer gewissen Intensität

funktioniert hatten, während die hypertrophischen und retrahierten Reticula mit wenig aktiven oder solchen Neuronen koinzidieren, welche mehrere Stunden in Ruhe verharrten.

Um dieses Kapitel nicht zu weit auszudehnen, will ich hier schliessen und unser gegenwärtiges Wissen über das Protoplasmareticulum in folgenden Sätzen zusammenfassen:

1. Die Neurofibrillen bilden ein System von Fäden, die auf das Innere des Neuronprotoplasmas beschränkt sind, ohne jemals die Grenzen,

welche die Methoden von Golgi und Ehrlich uns am Zellkörper und den Zellfortsätzen zeigen, zu überschreiten.

2. Die von Bethe beschriebenen interstitiellen und perizellulären Neurofibrillennetze sowie die von Apathy in der Punktsubstanz und den sensiblen und sensorischen Endigungen der wirbellosen Tiere vermuteten sind blosse Phantasiegebilde, die weder durch die Methode dieser Forscher, noch durch die neuesten Methoden bestätigt werden.

3. Der zufällige Befund eines Falles neurofibrillärer Anastomose bei den wirbellosen Tieren kann, selbst wenn er mit Sicherheit sich nachweisen liesse, nicht zu der Annahme berechtigen, dass das Gleiche bei den Säugetieren statthat.

4. Bis jetzt sind die einzigen deutlich beobachteten Neurofibrillennetze intrazelluläre, d. h. innerhalb des Zellkörpers oder der Fortsätze, niemals zwischen den Neuronen gelegene.

5. Falls das Neurofibrillennetz Leitvermögen besitzt (was nicht bewiesen ist), so teilt es diese Eigenschaft mit den übrigen Zellteilen, dem Neuroplasma, dem Spongionplasma und der Membran. Zur Annahme des ausschliesslichen Leitvermögens des Reticulums müsste man sich korrekterweise vorstellen, dass für den Nervenstrom im Niveau der interneuronalen Kontakte eine Art Induktion par distance und eine Leitung quer durch die Neurofibrillen stattfindet.

6. Der Neurofibrillenapparat bildet — wenigstens soweit es sich um den Zellkörper handelt (vielleicht auch an seinem Ende in den Nerven und Dendriten) — kein festes System, sondern ist im physiologischen Zustande wichtigen Veränderungen unterworfen, vermöge deren das Zellkörpernetz seinen Bau umgestaltet, seine Bälkchen vereinfacht oder kompliziert usw.

7. Während dieser Veränderungen erfährt die Menge der argentophilen Substanz eine Zunahme oder Abnahme. Gewöhnlich verbindet sich der Zustand der Hyperaktivität mit der Abnahme dieser Substanz und mit der Verfeinerung und Vermehrung der Zellkörperneurofibrillen, während der Zustand der Ruhe, der Erstarrung durch Kälte usw. Einwirkung sich durch die Vereinfachung der Trabekel des Netzes und die Vermehrung der argentophilen Substanz zu erkennen gibt.

Wir wissen nicht, mittelst welchen Mechanismus die Neurofibrillenhypertrophie die Bahnung des Protoplasmas vermindert, oder auf welche Weise sie die funktionelle Tätigkeit abstumpft. Das einzige, was sich vermuten lässt, ist, dass diese Metamorphosen von einer voraufgehenden physischen Bedingung abhängen: von der Wärme. Eine Verminderung der Temperatur aus innerer oder äusserer Ursache ändert die Architektur des Reticulums und schafft Widerstände für den Durchgang der Nervenströme. Vielleicht stellt bei den höheren Tieren die Wärme selbst einen blossen Effekt der funktionellen Erregung dar, und die Kälte ist eine Folge der Ruhe. Jedenfalls erfordert dieser Punkt eingehendere und genauere Untersuchungen als die, welche ich habe ausführen können.

---

## Literatur.

- 1) S. Ramón Cajal, Les nouvelles idées sur la structure du système nerveux, & Paris, 1894, p. 52.
- 2) S. Ramón Cajal, Structure de l'écorce cérébrale de quelques mammifères. La Cellule, tom. VII, 1891.
- 3) Cl. Sala y Pons: La corteza cerebral de las aves. Madrid, 1893.
- 4) L. Edinger, Sur l'Anatomie comparée du corps strié (cerveau des oiseaux).  
Siehe besonders:
  - 5) Edinger, Wallenberg u. Holmes, Das Vorderhirn der Vögel. Abhandl. der Senckenbergischen Naturforsch. Gesellschaft. Bd. XX. 1903.
  - 6) Edinger, Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirns. — 1. Das Vorderhirn. Abhandl. der Senckenbergischen Naturforsch. Gesellsch. Frankfurt a. M., 1888.  
— Neue Studien über das Vorderhirn der Reptilien. Frankfurt a. M., 1896.
  - 7) P. Ramón, El encéfalo de los reptiles. Barcelona, 1891.  
— Estructura del encéfalo del camaleón. Rev. trim. microgr. Tom. I, 1896.
  - 8) S. Ramón Cajal, Pequeñas contribuciones al conocimiento del sistema nervioso, &, 1891.
  - 9) Neumayer, Die Grosshirnrinde der niederen Vertebraten. Sitzungsber. der Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol. zu München, 1895.
  - 10) A. Meyer, Zur Homologie der Fornixcommissur und des Septum lucidum bei den Reptilien und Säugern. Anat. Anzeiger, Bd. X.
  - 11) Stieda, Ueber den Bau des centralen Nervensystems der Schildkröte. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool., Bd. XXV.
  - 12) Rabl-Rückhardt, Das Centralystem des Alligators. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool., Bd. XXX.
  - 13) Spitzka, Journal of nervous and mental Diseases. 1880.
  - 14) Edinger, Riechapparat und Ammonshorn. Anat. Anzeiger, Bd. VIII, Nr. 10, 1893.
  - 15) A. Meyer, Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool., Bd. 55, Siehe auch: Zur Homologie der Fornixcommissur und des Septum lucidum bei den Reptilien und Säugern. Anat. Anz., Bd. X, Nr. 15.
  - 16) E. Smith, Die Fascia Dentata. Anat. Anzeiger, Bd. XII, Nr. 4 u. 5, 1896.

<sup>17)</sup> Oyarzum, Ueber den feineren Bau des Vorderhirns der Amphibien. Arch. f. mikroskop. Anatomie, Bd. 35, 1890.

<sup>18)</sup> S. R. Cajal, Pequeñas contribuciones al conocimiento del sistema nervioso, etcétera. II. Estructura fundamental de la corteza cerebral de los batracios, reptiles, y aves. Agosto, 1891, Barcelona.

<sup>19)</sup> C. Calleja, La región olfatoria del cerebro. Madrid, 1893.

<sup>20)</sup> Berder, La cellule nerveuse et quelques recherches sur les cellules des hémisphères de la grenouille. Thèse. Lausanne, 1893.

<sup>21)</sup> P. Ramón, Investigaciones micrográficas en el encéfalo de batracios y reptiles, etc. Zaragoza, 1894.

— L'encephale des amphibiens. Bibliographie anatomique, num. 6, 1896.

— Ganglio basal de los batracios y fascículo basal. Rev. trim. microg. t. V, 1900.

<sup>22)</sup> Stieda, Studien über das Central-Nervensystem der Wirbelthiere. Leipzig, 1870.

<sup>23)</sup> Osborn, A contribution to the internal structure of the amphibian brain, 1888.

<sup>24)</sup> Etinger, Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirns. I. Das Vorderhirn, 1888.

<sup>25)</sup> Köppen, Zur Anat. des Froschgehirns. Arch. für Anat. u. Entwicklungsgeschichte, 1896.

<sup>26)</sup> F. G. Studnicka: Zur Geschichte des Cortex cerebri. Verhandlungen der Anat. Gesellschaft, Versamml. in Strassburg vom 13. bis 16. Mai 1894.

<sup>27)</sup> Nakagaba, Journ. of Morphol., 1891.

<sup>28)</sup> Kölliker, Embryologie, etc. (Trad. franc.), pag. 585. Paris, 1882.

— Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 6. Aufl. Bd. II, 1896.

<sup>29)</sup> W. His, Histogenese und Zusammenhang der Nervelemente.

— Verhandl. d. X. internation. mediz. Kongress. Bd. II, 1891.

— Siehe auch: Die Entwicklung des menschlichen Gehirns etc. Leipzig, 1904.

<sup>30)</sup> W. His, Die Entwicklung des menschlichen Gehirns etc. Leipzig, 1904.

<sup>31)</sup> Wignal, Recherches sur le developpement de la substance corticale du cerveau et du cervelet. Arch. de physiol. nor. et pathol.

<sup>32)</sup> S. R. Cajal, Sur la structure de l'écorce cérébrale de quelques mammifères. La Cellule. Tom. VII, 1891.

<sup>33)</sup> G. Retzius, Ueber den Bau der Oberflächenschicht der Grosshirnrinde beim Menschen und bei den Säugethieren. Biol. Forering Forhandl., 1891.

— Die Cajalschen Zellen der Grosshirnrinde beim Menschen und bei Säugethieren. Biol. Miters. N. F. Bd. V, 1893.

<sup>34)</sup> Kölliker, Lehrbuch der Gewebelehre, Bd. II, 6. Aufl., 1896.

<sup>35)</sup> Stefanowska, Evolution des cellules nerveuses chez la souris après la naissance. Bruxelles, 1898.

<sup>36)</sup> Berkley, The intracerebral nerve-fibre terminal apparatus etc. John Hopkins Hospit. Reports, vol. VI, 1896.

<sup>37)</sup> André Thomas, Contribution à l'étude du développement des cellules de l'écorce cérébrale par la méthode de Golgi. Compt rend. des séances de la Société de Biologie. Séance du 27 janvier, 1894.

<sup>38)</sup> Magini, Sur la neuroglie et les cellules nerveuses cérébrales chez les foetus. Arch. ital. de Biol, tomo IX.

<sup>39)</sup> S. Ramón Cajal, Un sencillo método de coloración selectiva del reticulo protoplásmico y sus efectos en los diversos órganos nerviosos. Trab. del Lab. de Invest. biol. Tom. II, 1903.

<sup>40)</sup> S. R. Cajal, Les nouvelles idées sur la Structure du système nerveux etc. Paris, 1894.

<sup>41)</sup> Flechsig, Gehirn und Seele. Leipzig, (Rektoratsrede), 1894. Siehe auch Neurol. Centralbl., 1895.

<sup>42)</sup> Van Gehuchten, Structure du Telencéphale (Centres de projection et centres d'Association). Conférence faite à l'assemblée générale de la 66<sup>e</sup> session de la Société scientifique de Bruxelles, tenue à Malines. Le 29 Octobre, 1896.

<sup>43)</sup> J. Soury, Système nerveux central. Structure et Fonctions, Paris, 1899.

<sup>44)</sup> Monakow, Arch. f. Psychiatrie, vol. 27.

— Siehe besonders:

Ueber den gegenwärtigen Stand der Frage nach der Lokalisation im Grosshirn. Ergebn. d. Physiol. 1. Jahrg, Wiesbaden, 1902.

<sup>45)</sup> Déjerine, Sur les fibres de projection et d'association des hémisphères cérébraux. Société de Biol.

<sup>46)</sup> Ferrier et Tourner, An experimental research upon cerebro-cortical afferent and efferent tracts. Proc. of the Royal Soc., vol. 57. Neurol. Centralblatt, 1898.

<sup>47)</sup> Rutishauser, Experimenteller Beitrag zur Stabkranzfaserung im Frontalhirn des Affen. Monatsschr. f. Psychiatrie u. Neurol. Bd. V, 1899.

<sup>48)</sup> Siemerling, Ueber Markscheidenentwicklung des Gehirns und ihre Bedeutung für die Lokalisation. Versamml. des Vereins der deutsch. Irrenärzte zu Bonn am 17. Sept. 1898, Vortrag.

<sup>49)</sup> O. Vogt, Flechsigs Associations-Centrenlehre, ihre Anhänger und Gegner. Zeitschr. f. Hypnotismus, etc., Bd. V, Heft 6.

<sup>50)</sup> Mahaim, Centres de projection et centres d'association, etc., Liège, 1897.

<sup>51)</sup> Flechsig, Neue Untersuchungen über die Markbildung in den menschlichen Grosshirnblättern. Neurol. Centralbl., 1 November 1898.

<sup>52)</sup> S. R. Cajal, Die Bewegungsrinde. Diese Studien. Heft 1. 1900. (Spanisch, 1899).

<sup>53)</sup> Tanzi, Una teoria dell' allucinazione. Riv. di Patol. ner. e mentale, vol. VI, fasc. 12, 1901.



<sup>54</sup>) S. R. Cajal, Estructura del quiasma óptico y teoria general de los entrecruzamientos de las vías nerviosas. Rev. trim. microgr., tom. III, 1898. Deutsche Übersetzung (Struktur des Chiasma opticum nebst einer allgemeinen Theorie der Kreuzung der Nervenbahnen). Leipzig, J. A. Barth, 1899.

<sup>55</sup>) Rabl-Rückhard, Sind die Ganglienzellen amöboid? etc. Neurol. Centralbl. Nr. 7, 1890.

<sup>56</sup>) M. Duval, Hypothèses sur la physiologie des Centres nerveux; théorie histologique du sommeil. C. R. de la Soc. de biol. 2 febr. 1895.

Siehe besonders: Les neurones, l'amöboidisme nerveux et la theorie histologique du sommeil. Revue de l'École d'Anthropologie de Paris. Tomo X, fasc. II, 1900.

<sup>57</sup>) Wiedersheim: Anat. Anzeiger. D., 1890.

<sup>58</sup>) Demoor, La Plasticité morphologique des neurones cerebraux. Travail fait à l'Institut Salvy, Arch. de biol. de Bruxelles. Tom. XIV, 1896.

<sup>59</sup>) Stephanowska, Les appendices terminaux des dendrites cerebraux et leurs differentes états physiologiques. Trav. du Lab. de l'Institut Salvy. Bruxelles, 1897.

<sup>60</sup>) Odier, Recherches experimentales sur les mouvements de la cellule nerveuse de la moelle epinière. Genève, 1898.

<sup>61</sup>) Querton, Le sommeil hibernale et les modifications des neurones cérébraux. Trav. de Lab. de l'Institut Salvy. Tom. II, Bruxelles, 1898.

<sup>62</sup>) J. Havet, L'état moniliforme des neurones chez les invertébrés et quelques remarques sur les vertébrés. La Cellule. Tom. 21, 1899.

<sup>63</sup>) Kölliker, Kritik der Hypothesen von Rabl-Rückhard und Duval über amöboide Bewegungen der Neurodendriten. Aus d. Sitzungsber. d. Würzburg. Phys.-med. Gesellschaft, 1895. Sitz. 9. März, 1895.

<sup>64</sup>) Azoulay, Psychologie histologique et texture du système nerveux. L'Année psychologique, 1896.

<sup>65</sup>) Soukhanoff, Contribution à l'étude des modifications que subissent les prolongements dendritiques des cellules nerveuses sous l'influence des narcotiques. La Cellule, tom. 14, 1898.

— Siehe auch: Journal de Neurologie, 1898; und

— L'anatomie pathologique de la Cellule nerveuse en rapport avec l'atrophie variqueuse des dendrites de l'écorce cérébrale. La Cellule, 1898.

<sup>66</sup>) Lugaro, Sulle modificazione morfologiche funzionali dei dendriti delle cellule nervose. Riv. de patol. nerv. e mentale, 1898.

<sup>67</sup>) Reusz, Ueber Branchbarkeit der Golgi'schen Methode in der Physiol. u. Pathol. der Nervenzelle. Magyar sevoin Archivum III., 1902.

<sup>68</sup>) Lugaro, Sulle modificazione delle cellule nervose, etc., 1895.

<sup>69</sup>) Narbut, Zur Frage des histologischen Schlafes. Obosrenige Psych., Nr. 3, 1901.

<sup>70</sup>) Van Gehuchten, Anatomie du système nerveux. 3<sup>a</sup> Edit., 1900, tom. I, pag. 279.

<sup>71)</sup> Renault, Sur les cellules nerveuses multipolaires et la théorie du neurone de Waldeyer. Bull. de l'Acad. de Med., Paris, 1895.

<sup>72)</sup> Tanzi, I fatti e le induzioni nell'odierna istologia del sistema nervoso. Riv. sperim. di fren. e di med. leg. Tom. XIX, 1893.

<sup>73)</sup> E. Lugaro, I recenti progressi dell' Anatomia del sistema nervoso in rapporto alla Psicologia et alla Psichiatria. Riv. di pat. ner. e ment. Vol. IV, fasc. 11 et 12, 1899.

<sup>74)</sup> S. Ramón Cajal, Consideraciones sobre la Morfología de la célula nerviosa. Madrid, 1895.

<sup>75)</sup> Cajal, Nota sobre la estructura de los tubos nerviosos del lobulo cerebral electrico del torpedo. Rev. trim. de Histol. norm. y patol., Nr. 2, 1888.

<sup>76)</sup> Renault, Bulletin de l'Acad. de Medicine de Paris. Séance, 5 Mars 1895.

<sup>77)</sup> Cajal, Textura del sistema nervioso del hombre y los vertebrados. Tom. I, pag. 113 u. folg.

— Siehe auch: Journal de l'Anat. et de la Physiol. Vol. 32, 1896.

<sup>78)</sup> Cajal, Las celulas de cilindro-eje corto della capa molecular del cerebro. Rev. trim. microgr. Tom. 11, 1897.

<sup>79)</sup> Golgi, Intorno alla struttura delle cellule nervose. Bollettino della società medico-chirurgica di Pavia. Sed. 19. Aprile 1898.

<sup>80)</sup> Bethe, Ueber die Primitivfibrillen in den Ganglienzellen vom Menschen und anderen Wirbeltieren. Morphol. Arbeit. v. Schwalbe. Bd. 8, H. 7. 1898.

<sup>81)</sup> Cajal, La red superficial de las celulas nerviosas centrales. Rev. trim. microgr. Tom. III, 1898.

<sup>82)</sup> Donaggio, Rivista sperimentale di Freniatria. Vol. 24. 1898—1899. Fasc. 2, 3 u. 4.

<sup>83)</sup> Bethe, Ueber die Neurofibrillenzellen in den Ganglienzellen von Wirbelthieren und ihre Beziehungen zu den Golginetzen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 55, 1900.

<sup>84)</sup> Nissl, Nervenzellen und graue Substanz. Münchener med. Wochenschrift, 1899.

<sup>85)</sup> S. Meyer, Ueber centrale Neuritenendigungen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 54, 1899.

<sup>86)</sup> H. Held, Ueber den Bau der grauen und weissen Substanz. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abteil., 1902.

<sup>87)</sup> Donaggio, Sulla presenza di sottile fibrille tra le maglie del reticolo periferico nella cellula nervosa. Bibliogr. anat., fasc. 4, 1901.

<sup>88)</sup> Cajal, Consideraciones criticas sobre la teoria de Bethe acerca de la estructura y conexiones de las celulas nerviosas. Trab. del Lab. de Inv. biol. Tom. II, 1903.

<sup>89)</sup> Ruzicka, Zur Geschichte und Kenntnis der feineren Struktur der Nucleolen der centralen Nervenzellen. Anat. Anzeiger, Bd. 16, No. 21—22, 1899.

<sup>90)</sup> Holmgren, Studien in der feineren Anatomie der Nervenzellen. Aus Bonnet-Merkels anatomischen Heften, Bd. 15, 1900.

- <sup>91)</sup> Cajal, Un sencillo metodo de coloracion selectiva del reticulo protoplasmatico etc. Trab. del Labor. de Investig. biolog. etc., Tom. II, 1903.
- <sup>92)</sup> Tello, Las neurofibrillas en los vertebrados inferiores. Trab. del Lab. de Invest. biol., Tom. III, 1904.
- <sup>93)</sup> H. Held, Beiträge zur Struktur der Nervenzellen etc., III. Abteilung. Arch. f. Anat. u. Physiol. etc., 1897.
- <sup>94)</sup> Levi, Contributo alla fisiologia della celula nervosa. Riv. di patol. nervosa e mentale. Vol. I, fasc. 5, 1896.
- <sup>95)</sup> Marinesco, Recherches sur les granulations et les corpuscules colorables des cellules du système nerveux etc. Zeitschrift f. allgem. Physiol., III. Bd., 1. Heft, 1903.
- <sup>96)</sup> Levi, Su alcuni particolarità di struttura del nucleo delle cellule nervose etc. Rivista di patol. nerv. e mentale. Vol. I, fasc. 4, 1896.
- <sup>97)</sup> v. Lenhossek, Ueber den Bau der Spinalganglienzellen des Menschen. Arch. f. Psychiatrie, Bd. 29, H. 11, 1897.
- <sup>98)</sup> Cajal, Estructura del protoplasma nervioso. Rev. trim. microgr., Tom. I, 1896.
- <sup>99)</sup> C. Golgi, Sulla struttura delle cellule nervose dei gangli spinali. Boll. d. s. Med.-Chirurg. di Pavia, fas. II, 1898.
- <sup>100)</sup> C. Golgi, Di nuovo sulla struttura delle cellule nervose dei Gangli spinali. Ibid., 1899.
- <sup>101)</sup> Holmgren, Beiträge zur Morphologie der Zelle. Aus den Anat. Heft. Herausg. v. Merkel u. Bonnet. 25. Band, 1904.
- <sup>102)</sup> Retzius, Ueber Kanälchenbildungen in den Riesenzellen des Knochenmarkes. Ergänzungsheft d. Anat. Anzeiger. Bd. 19, 1901.
- <sup>103)</sup> Studnicka, Ueber das Vorkommen von Kanälchen und Alveolen im Körper der Ganglienzellen etc. Anat. Anzeiger, Bd. 16, Nr. 15—16, 1899.
- <sup>104)</sup> Kopsch, Die Darstellung des Binnennetzes in spinalen Ganglienzellen etc. Sitzungsber. der kgl. preuss. Akad. der Wiss. zu Berlin. Bd. 49, 1902.
- <sup>105)</sup> Misch, Das Binnennetz der spinalen Ganglien. Int. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. 20, Heft 10—12, 1903.
- <sup>106)</sup> Negri, Di una fina particolarità di struttura delle cellule di alcune ghiandole dei mammiferi. Boll. soc. med. chir. di Pavia, Nr. 1, 1900.
- <sup>107)</sup> Cajal, El aparato tubuliforme del epitelio intestinal de los mamíferos. Trab. d. Lab. de Inv. biol., Tom. 11, 1904.
- <sup>108)</sup> D. Sanchez, Un sistema de finisimos conductos intraprotoplasmicos hallado en las celulas del intestino di algunos isopodos. Trab. del Lab. de Inv. biol. Tom. III, 1904.
- <sup>109)</sup> Soukanoff, Sur le réseau endocellulaire de Golgi dans les éléments nerveux de l'écorce cerebrale. Le Neuraxe, Vol. IV, 1903.
- <sup>110)</sup> Olmer, Recherches sur les granulations de la cellule nerveuse. Lyon, 1901.

- <sup>111</sup>) Apathy, Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. *Mitteil. a. der Zool. Station zu Neapel*. Bd. 12, H. 4, 1897.
- <sup>112</sup>) Lenhossek, Ramón y Cajals Fibrillenmethode. *Neurol. Centralblatt*, Nr. 13, 1904.
- <sup>113</sup>) Donaggio, Il reticolo fibrillare endocellulare etc. *Rivista sperimentale di Freniatria*. Vol. XXX, fasc. 2, 1904.
- <sup>114</sup>) Cajal, Das Neurofibrillennetz der Retina. *Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol.*, Bd. XXI, Heft 4—8, 1904. (Spanisch: *Trab. del Lab. de Inv. biol.*, Tom. III, 1904.)
- <sup>115</sup>) v. Gehuchten, Considérations sur la structure interne des cellules nerveuses et sur les Connexions anatomiques des neurones. *Le Neuraxe*, Vol. VI, 1904.
- <sup>116</sup>) Retzius, Punktsubstanz, „nervöses Grau“ und Neuronenlehre, etc. *Biolog. Untersuch.* N. Folge, Bd. XII, Nr. 1 u. 2, 1905.
- <sup>117</sup>) Nageotte, La structure fine du système nerveux. *Revue des idées*. Paris, 1905.
- <sup>118</sup>) Lugaro, Sullo stato attuale della teoria del neurone. *Arch. di Anat. e di Embriologia*. Vol. III, fasc. 2, 1904.  
— Siehe auch die allgemeine Übersicht in: *Riv. di patol. nerv. e mentale*. Vol. IX, 1904.
- <sup>119</sup>) H. Held, Zur weiteren Kenntnis der Nervenendfüsse und der Struktur der Sehzellen. *Abhandl. d. math.-phys. Klasse d. königl. sächs. Gesellsch. d. Wissensch.* Nr. 11. Leipzig, 1904.
- <sup>120</sup>) Bielschowsky, Die Silberimprägnation der Neurofibrillen. *Neurolog. Centralbl.* Nr. 21, 1903.
- <sup>121</sup>) Rossi, L'intima struttura delle cellule nervose umane. *Manicomio. Prov. di Milano in Mombello*. *Le Neuraxe*, Vol. VI, fasc. 3, 1904.
- <sup>122</sup>) Michotte, Contribution à l'étude de l'histologie fine de la cellule nerveuse. *Le Neuraxe*. Vol. VI, fasc. 3, 1904.
- <sup>123</sup>) Joris; A propos d'une nouvelle méthode de coloration des neurofibrilles. *Bull. de l'Acad. Royale de Medicine de Belgique*. Tom. XVIII, 1904.
- <sup>124</sup>) Bethe, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig, 1903.
- <sup>125</sup>) Cajal, Las células estrelladas de la capa molecular del cerebelo. *Trab. del Lab. de Invest. biol.* Tom. IV, fasc. I, 1905.
- <sup>126</sup>) Bielschowski u. Wolff, Zur Histologie der Kleinhirnrinde. *Journ. f. Physiologie u. Neurologie*, Bd. IV, 1904.
- <sup>127</sup>) Cajal, Contribucion al estudio de la estructura de las placas motrices. *Trab. del Lab. de Inv. biol.* Tom. III, fasc. 2 y 3, 1904.
- <sup>128</sup>) Dogiel, Ueber die Nervenendigungen in den Grandrysehen und Herbstschen Körperchen etc. *Anat. Anzeiger*, Bd. 25, 1904.

- <sup>129)</sup> Tello, Estructura de las Terminaciones en los pelos comunes y tactiles de los mamiferos y en las pestañas del hombre. Trab. del Lab. de Invest. biol. Tom. IV, 1905.
- <sup>130)</sup> Donaggio, Le fibrille nelle cellula nervosa dei mammiferi. Bibliogr. anat., fasc. 5, Tom. XII.
- <sup>131)</sup> Cajal, Asociacion del metodo del nitrato de plata con el embrionario etc. Trab. del Lab. de Inv. biol. Tom. III, 1904.  
— Siehe auch: Bibliographie anatomique, 1904.
- <sup>132)</sup> Lugaro, Sul valore respectivo della parte cromatica e della acromatica nel citoplasma delle cellule nervose. Rivist. di Patol. nerv. e mentale. Januar, 1896.
- <sup>133)</sup> Cajal, Textura del sistema nervioso del hombre y de los vertebrados. Tom. 1, 1897. Siehe die Fig. 41, pag. 127.
- <sup>134)</sup> Cajal, Tipos celulares de los ganglios sensitivos del hombre y mamiferos. Revist. de la Real. Acad. de Ciencias de Madrid. Tom. II, No. 2, März 1905.
- <sup>135)</sup> Auerbach, Neurologisches Centralblatt, No. 10, 1897.
- <sup>136)</sup> Cajal, Variaciones morfologicas normales y patologicas del reticulo neurofibrillar. Trab. del Lab. de Inv. biol. Tom. III, 1904.
- <sup>137)</sup> Cajal, Variaciones morfologicas del reticulo nervioso de invertebrados y vertebrados sometidos á la accion de condiciones naturales. Trab. del Lab. de Invest. biol. Tom. III, 1905.
- <sup>138)</sup> Marinesco, Nouvelles recherches sur les neurofibrilles. Revue neurologique, No. 15, 1904.
- <sup>139)</sup> C. Franca, La rage chez les Muridae. Comp. rend. des séances de la Société de Biologie. März, 1905.
- <sup>140)</sup> Cajal y D. Garcia, Las lesiones del reticulo de las celulas nerviosas en la rabia. Trab. del Lab. de Invest. biol. Tom. V, 1904.
- <sup>141)</sup> Simarro, Nuevo metodo histologico de impregnacion por las sales fotograficas de plata. Rev. trim. microgr., Tom. V, 1900.

## Sach- und Namenregister zu Heft 1 bis 5.

### SACHREGISTER.

- A**ccessorische Körper V, 88.  
Alveare speno-ammonische Bahn IV, 155.  
Ammonshorn II, 45, 67; IV, 33, 40, 42, 125, 126, 131.  
— rudimentäres, der Reptilien V, 21.  
Amöboidismus der Nervenzelle V, 68.  
Amygdala IV, 192.  
Anatomisch-physiologische Betrachtungen über das Gehirn V, 41.  
Anastomosen, interzelluläre V, 123.  
Anpassung, histologische Hypothese V, 67.  
Assoziation, histologische Hypothese V, 67, 76.  
Assoziationszentra I, 66, 74; II, 2, 90, 94, 95; V, 42; bei kleinen Säugetieren V, 8; bei Reptilien V, 19.  
Assoziationsfasern I, 65, 70, 72; II, 32, 104; III, 10; IV, 60, 80, 94; V, 6, 76.  
Assoziative sensorisch-kommemorative und interkommemorative Bahnen V, 59, 76.  
Autoregeneration der Nervenfasern V, 123.  
Axenzylinder I, 14, 19, 23, 27, 32, 37, 40, 46, 51, 52, 56, 57, 59, 68; II, 23, 28, 30, 31, 43, 51, 56, 60, 63, 73, 101, 105, 107; III, 7, 29, 34, 51, 61, 62, 67; IV, 25, 30, 49, 54, 58, 60, 66, 79, 101, 174.  
**B**alkenfasern II, 98; V, 55, 65.  
Bechterewscher Streif I, 7; II, 23.  
Bedeutung der Rindenforschung I, 1.  
Bewegungsrinde II; Charakteristikum II, 81; Funktion II, 87, 93; allgemeine und spezifische Faktoren II, 109.  
Bewusstsein V, 61.  
Bipolare Phase der Nervenzellen V, 32.  
— Zellen II, 33.  
Birnenförmige Zellen I, 16; II, 19, 34; III, 6.  
Bulbärinde IV, 28.  
Bulbus olfactorius IV, 3; äussere Wurzel des — IV, 26.  
**C**ajalsche Fasern I, 6, 66; II, 80, 88.  
— Zellen I, 12; II, 22, 28; IV, 13, 49.  
Capsula extrema III, 60.  
Centralwindung, hintere II, 11, 75, 97.  
— vordere II, 14, 61.  
Centrifugale Fasern des Bulbus olfactorius IV, 17.  
Centripetale Fasern, Bildung V, 34; II, 93, 97.  
Centrum angulare s. speno-occipitale IV, 99, 110, 137.  
Chromatinspindeln II, 57; V, 90.  
Cingulum IV, 160, 164, 171, 173.  
Clastrum III, 61.  
Collateralen I, 14, 17, 19, 32, 37, 46, 67; II, 26, 31, 43, 44, 45, 56, 101, 105; III, 10, 19, 29, 34, 43; IV, 15, 26, 49, 55, 56, 66, 86, 92, 99, 164, 165; V, 33.  
Commissur, vordere, IV, 19, 22, 80; V, 21, 65.

- Corpus callosum** II, 98; IV, 177, 183; V, 55.
- Corpus striatum** II, 92; III, 63, 65; V, 14.
- Cuneus** I, 6.
- Dendriten** I, 17, 21, 23, 25, 31, 33, 49, 57, 69; II, 24, 26, 28, 46, 51, 73; IV, 5, 9, 13, 54, 60, 99; Auftreten der — V, 33.
- Doppeltgebüschelte Zellen** I, 73; II, 47, 61, 71; III, 13, 14, 15, 22, 33, 47, 49, 52, 56, 59.
- Dreieckige Zellen** V, 113; der Sehrinde I, 57; der Bewegungsrinde II, 18, 33, 40, 41, 75, der Hörrinde III, 23, 24, 49, 50; der Riechrinde IV, 30, 60, 78, 104; der Regio interhemisphaerica IV, 165.
- Dualität der Hirnrinde** II, 96.
- Einheit der räumlichen und akustischen Empfindung** V, 64.
- Elementargitter** V, 119.
- Emotion** V, 75.
- Endogene Fasern** II, 105.
- Epitheliale Schicht des Bulbus olfactor.** IV, 23.
- Epithelialzone bei Vögeln** V, 13; bei Batrachiern V, 23, bei Fischen V, 26; bei Nagetieren V, 28; beim menschlichen Fötus V, 29.
- Ermüdung, histologische Hypothese** V, 67.
- Ersparnis an Raum und Protoplasma** V, 67; II, 41; III, 59.
- Exogene Fasern** I, 65; II, 80; III, 37, 41; IV, 130 (des Ammonshorn und der Fascia dentata).
- Fascia dentata** II, 45, 67; IV, 129, 131.
- Fasciola cinerea** IV, 189.
- Fibrilläre Schicht der Bulbarrinde** IV, 28.
- Fissura calcarina** I, 9, 71.
- limbica s. rhinalis IV, 38, 43.
- Flechsigs Theorie** V, 41.
- Fornix longus** II, 94.
- Fronto-sphenoidale Fasern** IV, 84, 85.
- Ganglion arcuatum** IV, 168.
- präcallosum IV, 167.
- Gedächtnis, histologische Hypothese** V, 67.
- Gennarischer Streif** I, 61, 63, 65; II, 86.
- Glomeruli des Bulbus olfactorius** IV, 4.
- Golgische Zellen** I, 57; III, 25; IV, 13.
- Golgi-Holmgrensche Kanäle** V, 92.
- Gyrus fornicatus, Längsfasern** II, 94; VI, 160; weisse Substanz IV, 170.
- hippocampi IV, 33; Unterschied von den übrigen Rindengegenden IV, 65.
- Histogenese der Hirnrinde** V, 28.
- Horizontalzellen** I, 6, 12; II, 22, 28, 33; IV, 28, 48, 74, 99.
- Hörrinde** III; Mechanismus der Stromverbreitung III, 40.
- Inselrinde** III, 1, 54.
- Instinkt** V, 61.
- Intellekt** V, 61.
- Intellektueller und emotiver Doppelprozess, Lokalisation** V, 75.
- Interneuronale Verbindungen, Entwicklung** V, 76.
- Intrazelluläre Netze** V, 124.
- Kern der Nervenzelle** V, 86.
- Kompensation, histologische Hypothese** V, 67.
- Konzentrische Symmetrie** V, 66.
- Korbzellen** II, 17.
- Körner** I, 74; II, 17, 55; V, 112; der vorderen Zentralwindung II, 61, 69; der Hörrinde III, 15, 22, 36, 47, 52, 56; des Bulbus olfactorius IV, 10, 106; der Fascia dentata IV, 129; der Batrachier V, 24.
- Körner, Nisslsche** V, 90.
- Krystalloid der Nervenzelle** V, 94.
- Lobulus frontalis** IV, 28.
- olfactorius accessorius IV, 23.
- paracentralis II, 14.
- pyriformis IV, 26, 33, 97.

- M**arkfasern I, 7, 57, 61; II, 23, 24, 79, 80; III, 7, 8, 34, 60; IV, 14.
- Martinottische Fasern** I, 13; II, 23, 24, 39, 79; III, 7, 8, 34, 47; IV, 49, 99, 165.
- Membran der Nervenzelle** II, 67; V, 80.
- Merkzentra, primäre** V, 50, 52, 54.  
— sekundäre V, 50, 52.
- Mitralzellen** IV, 9, 30, 113.
- Molekularschicht** s. Plexiforme Schicht.
- Motorische Rinde** s. Bewegungsrinde.
- Monopolare Zellen** II, 32.
- Nerven**kollateralen, Auftreten der V, 33.
- Nervenplexus** der Sehrinde I, 59; der Bewegungsrinde II, 13, 16, 79; sensibler II, 80, 82, 83, 93, 97; Hörrinde III, 6, 7, 8, 9, 34 u. ff., 64; des Bulbus olfactorius IV, 3, 14; der Riechrinde IV, 54, 63, 71, 75, 102, 103; der Regio interhemisphaerica IV, 164.
- Nervenzellen, morphologische Differenzierung** V, 31; Struktur V, 80.
- Nester, perizelluläre** II, 65.
- Neuroplastenphase** V, 31; II, 34.
- Neurofibrillen, Bildung** V, 34, 91, 97; primäre Fäden V, 100; sekundäre Fäden V, 100; perinucleäre Fibrillen V, 106; physiologische Bedeutung der Neurofibrillen V, 117; physiologische und pathologische Veränderungen V, 125.
- Neuroglia, I**, 12; II, 20, 22; III, 6, 59, 60; IV, 7, 49, V, 38 (Entwicklung).
- Neurogliaforme Zellen** II, 39, 71; III, 21, 25, 33, 49, 56, 67; IV, 7, 49.
- Neurontheorie** V, 123.
- Neuroplasma** V, 95.
- Neurospongium** V, 93.
- Nissl-Präparate, Vergleich mit Neurofibrillenpräparaten** V, 114.
- Nuklein** V, 87.
- Nukleolus** V, 86.
- Obere Olfaktoriuswurzel, Endkern** IV, 113.
- Occipitalrinde** I, 9.
- Ödematin** V, 89.
- Olfaktorius, Endverzweigung** IV, 4.
- Olfaktoriussystem** IV, 1.
- Optikusfasern d. Sehrinde** I, 63.
- Organisationsplan des Gehirns** V, 41, 62.
- Parallelismus der phylogenetischen und ontogenetischen Entwicklung** III, 52; V, 39.
- Parapygnomorphe Zellen** III, 4.
- Perzeptionszentra** V, 54.
- Perizelluläre Nester** I, 53, 54; II, 65, 84; V, 121.  
— Netze von Golgi V, 82.
- Physiologische Postulate der Gehirnororganisation** V, 63.
- Pigment** V, 95.
- Plexiforme Schicht** V, 3, 9, 15, 17, 25, 109; der Sehrinde I, 11, 72, 73; der Bewegungsrinde II, 16, 20, 85; der Hörrinde III, 6, 45, 55; des Bulbus olfactorius IV, 3, 7, 10, 28; der Riechrinde IV, 47, 66, 72, 74, 98, 104, 127; der Regio interhemisphaerica IV, 163, 166.
- Plexus opticus** I, 61.
- Pluralität der Gehirnrinde** II, 2.
- Polarisation, dynamische** II, 46.
- Polymorphe Riesenzellen** IV, 50.  
— Zellen I, 57; IV, 60, 68, 107, 167; bei kleinen Säugetieren V, 6.
- Präsubiculum** IV, 40, 72.
- Primäre Phasen der Hirnrinde** V, 28.
- Projektionszentren** I, 66, 74; II, 3, 90; V, 42.
- Projektionsfasern** I, 90; V, 56; der Sphenoidalrinde IV, 80, 88, 92 (Kollateralen), 185.
- Protoplasma der Nervenzelle** V, 89.
- Psalterium dorsale** IV, 70, 143.
- Psychische Zelle** V, 2, 39, 80.
- Punktsubstanz** V, 105, 122.
- Pygnomorphe Zellen** III, 4.
- Pyramidenbahn** II, 109.



- Pyramidenzelle, Struktur V, 12, 14, 17, 80, 109, 110.
- Pyramidenzellen-Endbüschel I, 12; II, 23, 24, 27; III, 6; IV, 49, 163.
- , dislocierte III, 19.
- , grosse V, 110; der Sehrinde I, 48, 54; der Bewegungsrinde II, 17, 18, 49, 59, 71; der Hörrinde III, 15, 50, 56; der Riechrinde IV, 76; der Regio interhemisphaerica IV, 167.
- , kleine, mit aufsteigendem Axenzylinder I, 45, 68, 69.
- , kleine V, 3, 9, 17, 25, 109; der Sehrinde I, 17; der Bewegungsrinde II, 16, 41, 54, 56; der Hörrinde III, 10, 17, 47, 56; der Riechrinde IV, 28, 58, 68, 74.
- , mittelgrosse V, 4, 110; der Sehrinde I, 19, 33; der Bewegungsrinde II, 16, 49, 59, 75; der Hörrinde III, 12, 23, 47, 56; der Riechrinde IV, 28, 58, 68, 76, 102; der Regio interhemisphaerica IV, 167.
- , mittelgrosse, mit bogenförmigem und aufsteigendem Axenzylinder I, 56; IV, 106.
- , umgekehrte III, 51.
- Quastenpyramiden** IV, 56.
- Reflexakt** V, 61.
- Riechrinde IV; Unterschied von der übrigen IV, 65.
- Riechstationen, sekundäre IV, 25; tertiäre IV, 125.
- Rinde, Unterschied zwischen Menschen- und Tierrinde III, 52; Charakteristika der einzelnen Rindengebenden I, 73, 74; Dualität der Rinde II, 96; Sehrinde I; Bewegungsrinde II; I, 73, 74; Hörrinde III; I, 73; Riechrinde IV; I, 73.
- Rindenforschung, Bedeutung I, 1.
- Rolandosche Furche II, 19.
- Schaftbündel von Pyramiden I, 69.
- Schaffkollateralen V, 33.
- Schlaf, histologische Hypothese V, 67.
- Schollen, Nisslsche V, 90.
- Sehrinde I.
- Sensible Fasern II, 66, 80, 82, 86, 87, 93.
- Septum pellucidum IV, 192.
- Sinnessphären I, 73.
- Solitärzellen Meynerts I, 4, 48.
- Spatium perforatum anterior IV, 117.
- Spezialzellen I, 6, 13, 16; II, 22, 28.
- Spezifische Zellen der Hörrinde III, 25.
- Sphenoammonische Bahn IV, 136; gekreuzte 138; perforierende 145.
- Sphenoidalrinde, Bahnen IV, 80, 94 (assoziative).
- Sphenooccipitale Riechrinde IV, 96, 111.
- Spindelzellen V, 113; der Sehrinde I, 38, 57; zweifach gebüschelte I, 25; der motorischen Rinde II, 18, 40; der Hörrinde III, 21, 24, 31, 49, 50, 59, 61, 67; der Riechrinde IV, 30, 60, 74, 77, 102, 104, 106 (horizontale), 107.
- Spinnenförmige Nervenzellen I, 16, 44; II, 39, 61.
- Sternzellen, grosse, der Sehrinde I, 29; der motorischen Rinde II, 33, 41, 58, 63; der Hörrinde III, 49, 51; der Riechrinde IV, 30, 99.
- grosse, mit kurzem Axenzylinder I, 16, 33, 40, 44, 57, 68, 69; V, 12.
- kleine V, 12; der Sehrinde I, 35; mit aufsteigendem Axenzylinder I, 38, 52; der motorischen Rinde II, 41; der Hörrinde III, 21, 49; — IV, 6.
- tiefe III, 61, V, 12.
- Sternzellenschicht der Sehrinde I, 40; der motorischen Rinde II, 54.
- Sternzellen-Kollateralen I, 68.
- Stirnlappen, untere, innere Rinde IV, 28; 183, 189.
- Stirnwindungen II, 14.

Stria cornea IV, 87, 90; Kollateralen 92.  
 — interna IV, 184.  
 — lateralis IV, 188.  
 — supracallosa IV, 183.  
 Stromschwellung, Gesetz der I, 65.  
 Subiculum IV, 34, 38, 65.  
 Substantia fibrocellularis III, 60.

**T**angentialfasern I, 14; II, 22, 23, 28,  
 30, 32; III, 7, 34, 45; IV, 49, 190.

Temporalrinde III, 1, 3.

Tertiäre Riechzentren IV, 125.

Tigroidsubstanz V, 91.

Tractus sagittalis V, 13.

Tuberculum olfactivum IV, 117.

Thaenia semicircularis IV, 90.

**U**ebungshyertrophie der Nervenbahnen  
 V, 74.

Unterschied zwischen Menschen- und  
 Tierhirn III, 52.

**V**akuolen V, 90.

Vergessen, histologische Hypothese V, 67.  
 Vergleichende Strukturbeschreibung der  
 Hirnrinde V, 1.

Vicq d'Azyrscher Streif I, 4, 5, 6, 8, 61  
 (siehe auch Gennarischer Streif).

**W**eisse Substanz der Sehrinde I, 59;  
 der Riechrinde IV, 20, 62, 70, 78, 108;  
 des Gyrus fornicatus IV, 170. — V, 6, 19.

**Z**ellen mit aufsteigendem Axenzylinder  
 I, 33, 38; II, 41, 60; III, 22, 51.

— mit kurzem Axenzylinder I, 20, 33,  
 72; II, 35, 46; 54, 59, 61, 70, 75, 78,  
 107; III, 10, 12, 13, 19, 52, 67; IV,  
 13, 54, 63, 102, 129; Entwicklung V,  
 37, 117; doppeltgebüschelte II, 47, 61,  
 71; III, 13, 14, 15.

Zellinsel IV, 34, 38, 43, 50, 66.

Zwergzellen II, 49, 71; III, 21, 67.

Zwischenhemisphärenrinde IV, 160.

## NAMENREGISTER.

**A**ndriezen II, 22.

Apathy V, 97, 107, 113, 115, 119, 122,  
 123.

Athias II, 34.

Auerbach V, 125.

Azoulay II, 11; V, 71.

**B**alance V, 123.

Ballet II, 11.

Bechterew II, 11.

Berder V, 23.

Berkley V, 31.

Bethe II, 46, 67; V, 82, 83, 85, 97, 98,  
 99, 105, 115, 119, 120, 123.

Betz I, 5; II, 6; III, 3, 54; IV, 34.

Bevan Lewis II, 6, 8, 27, 35.

Bevoor IV, 171; V, 48.

Bielschowsky V, 103, 104.

Blanes IV, 3, 6, 12.

Blumenau IV, 184.

Botazzi, I, 7; II, 11; V, 15.

Brissaud IV, 87.

Broca IV, 125, 133.

Bumm V, 13.

Büngner V, 123.

**C**alleja III, 67; IV, 3, 6, 26, 27, 28;  
 IV, 36, 50, 56, 115, 122; V, 23, 25.

Catois IV, 6.

Cramer I, 65.

**D**éjérine II, 11, 90; III, 2; IV, 35, 87,  
 90, 144, 172, 184; V, 45, 53.

Demoor V, 69.

Dogiel V, 124, 125.

Donaggio V, 82, 83, 84, 106, 119.

Dotto II, 11.

Duval IV, 19; V, 68.

**E**dinger II, 10, 80, 87, 125, 132, 171;  
 V, 1, 13, 14, 15, 19, 21, 23.

Exner II, 22.

- Faure** II, 11.  
**Ferrier** V, 42, 45.  
**Flechsigt** II, 11, 90; V, 41, 47, 48, 49, 62.  
**Franca** V, 131.
- Ganser** IV, 23, 26, 80, 84, 117, 125, 133, 143, 170.  
 Gesuchten, van, II, 11, 46; IV, 3, 14, 26, 33; V, 44, 71, 98, 100, 119.  
**Giacomini** IV, 183.  
**Giese** V, 46.  
**Golgi** I, 5; II, 6, 27; IV, 3, 4, 6, 10, 26, 28, 183; V, 82, 83, 92.  
**Gudden** IV, 26, 80.
- Hammarberg** I, 6; II, 9; III, 3, 55; IV, 35, 160.  
**Havet** V, 70.  
**Held** I, 53; V, 83, 84, 89, 125.  
**Henle** IV, 87; IV, 183.  
**Herrick** V, 14.  
**Hill** II, 26, IV, 12.  
**His** V, 28, 32.  
**Hitzig** V, 42  
**Holmes** V, 13.  
**Holmgren** V, 88, 92, 93, 94.  
**Honegger** IV, 90, 125, 133, 144, 183.
- Jastrowitz** IV, 183.  
**Joris** V, 100, 104, 106.
- Kaes** II, 11.  
**Kirchhoff** V, 44.  
**Köllicker** I, 8; II, 9, 22, 24, 43, 88, 101; IV, 3, 7, 14, 21, 23, 26, 27, 36, 56, 82, 85, 87, 90, 125, 132, 171, 186; V, 28, 38, 70.  
**Köppen** V, 23.  
**Kopsch** V, 93.  
**Kupfer** V, 44.
- Lancisius** IV, 183.  
**Lavilla** I, 53.  
**Lépine** V, 28.  
**Lenhossek** V, 86, 91, 94, 119.
- Levi** V, 86, 89.  
**Löwenthal** IV, 22, 26, 80, 133.  
**Lugaro** II, 14; V, 71, 75, 114, 119.
- Magini** V, 32, 38.  
**Mahaim** II, 90; V, 45.  
**Mann** V, 94.  
**Manouelian** IV, 19, V, 69.  
**Marchi** III, 67.  
**Marinesco** II, 11; V, 89, 95, 100, 115, 131.  
**Martin** IV, 3.  
**Martinotti** II, 23.  
**Meyer** II, 67; V, 15, 21, 82, 83, 84, 85.  
**Meynert** I, 4; II, 5; III, 54, 61, 80, 87.  
**Michotte** V, 100, 104, 119.  
**Misch** V, 93.  
**Modena** V, 123.  
**Monakow** I, 69; III, 2; V, 43, 44, 46, 47.  
**Mondino** III, 54.  
**Munk** III, 1; V, 42.
- Nageotte** V, 119, 122.  
**Nakagaba** V, 27.  
**Narbut** V, 71.  
**Neumayer** V, 15.  
**Nissl** II, 11, 53, 67; V, 83, 90, 123.
- Obersteiner** III, 55; IV, 34.  
**Odier** V, 70.  
**Olmer** V, 95.  
**Osborne** V, 23.  
**Oyarzum** V, 23, 25.
- Pergens** V, 69.  
**Probst** IV, 23, 80.  
**Pusaterra** II, 11.
- Querton** V, 70.
- Rabl-Rückhard** V, 5, 15, 68.  
**Ramón y Cajal, S.**, I, 6, 7, 13, 27, 53, 59, 65, 66; II, 7, 8, 22, 24, 28, 34, 35, 67, 68, 69, 80, 89, 98, 99, 100, 101, 107; III, 47, 59, 63, 67; IV, 1, 2, 3,

- 6, 23, 27, 34, 36, 62, 107, 132, 163, 164, 168, 170, 185; V, 1, 5, 15, 23, 31, 34, 39, 63, 76, 80, 81, 82, 84, 88, 93, 94, 98, 102, 106, 107, 114, 115, 124, 125.
- Ramón y Cayal, P., I, 25; III, 67; IV, 3, 6, 14; V, 15, 16, 17, 19, 23, 25.
- Ranvier V, 89.
- Reinke V, 89.
- Renaut V, 72, 80.
- Retzius I, 13; II, 8, 24, 30, 48; IV, 3, 26; V, 31, 38, 93, 102, 119, 125.
- Reuss V, 71.
- Righetti II, 11; V, 46.
- Rossi V, 100.
- Rutishauser V, 45.
- Ruzika V, 88.
- S**ala I, 25; III, 67; V, 9.
- Sanchez V, 93.
- Sax II, 11.
- Schaffer I, 17; II, 8, 35, 44.
- Schaper II, 34.
- Schlapp I, 8; II, 10; III, 4.
- Schultze V, 97.
- Schwalbe I, 5.
- Siemerling II, 11, 90; V, 45, 46.
- Simarro V, 119.
- Smith IV, 80, 133, 172; V, 21.
- Soukhanoff V, 71, 94.
- Soury V, 44.
- Spitzka V, 21.
- Stephanowska V 31, 34, 69.
- Stieda V, 15, 23.
- Studnicka V, 27, 93.
- T**anzi V, 54, 59, 74.
- Tello V, 88, 103, 107, 113, 119, 125.
- Terrazza II, 34.
- Thomas I, 31, 32.
- Trepinski V, 46.
- Turner IV, 133; V, 45.
- Turner und Hunter II, 68.
- Tuczek II, 11
- V**atentin IV, 183.
- Veratti I, 13; II, 8.
- Viale IV, 6.
- Vogt IV, 186; V, 45, 46, 49.
- Vulpus II, 11.
- W**allenberg V, 13.
- Wernicke III, 2.
- Westphal V, 46.
- Wiedersheim V, 69.
- Wieting V, 123.
- Wignal V, 31, 32, 38.
- Wolf V, 103.
- Z**acher II, 11.
- Zuckermandl IV, 125, 133, 183.

Mit dem vorliegenden Hefte werden

**Ramón y Cajal's**

## **Studien über die Hirnrinde des Menschen**

vorläufig abgeschlossen. Es enthält das

1. Heft. **Die Schrinde.** [IV, 77 S. mit 24 Abb.] 1900. M. 3.—.
2. Heft. **Die Bewegungsrinde.** [IV, 113 S. mit 31 Abb.] 1900. M. 4.50.
3. Heft. **Die Hörrinde.** [IV, 68 S. mit 21 Abb.] 1902. M. 3.—.
4. Heft. **Die Riechrinde beim Menschen und Säugetier.** [IV, 195 S. mit 84 Abb.] 1903. M. 7.50.
5. Heft. **Vergleichende Strukturbeschreibung und Histogenesis der Hirnrinde. Anatomisch-physiologische Betrachtungen über das Gehirn. Struktur der Nervenzellen des Gehirns. Mit Sach- und Namenregister zu Heft 1—5.** [IV, 149 S. mit 47 Abb. und dem Bildnis des Verfassers.] 1906. M. 6.—.

**Schmidt's Jahrbücher:** Über die wichtigen Arbeiten C.'s ist früher bereits berichtet worden. Es muss aber ausdrücklich hervorgehoben werden, dass das neue Buch des Autors zweifellos die vollkommenste Darstellung der Hirnrinde bringt, die wir bisher erhalten haben.



Gift

LANE MEDICAL LIBRARY  
STANFORD UNIVERSITY MEDICAL CENTER  
STANFORD, CALIFORNIA 94305

Ignorance of Library's rules does not exempt  
violators from penalties.

--	--	--

25M-9-70-28042

E455  
.R17  
1906  
v.5

LANE MEDICAL LIBRARY  
STANFORD UNIVERSITY  
MEDICAL CENTER  
STANFORD, CALIF. 94305

---

E455  
.R17  
1906  
v.5

Ramon y Cajal, Sant  
Studien über die  
v.5, Vergleichende  
histogenesis der h



